MBL/WHOI
0 0301 0087701 5

Tiefsee-Radiolarien.

Allgemeiner Teil.

Form und Formbildung bei den Radiolarien.

Bearbeitet von

Valentin Haecker.

Mit Tafel LXXXVI—LXXXVII und 2 Karten.

Erste Hälfte des Manuskriptes eingegangen den 20. August 1908.

C. Chun.

Seitdem durch die ersten Planktonfänge und durch die ersten mikroskopischen Analysen skelettführender Sedimente die Welt der Radiolarien der Forschung erschlossen worden ist, besonders aber seit dem Erscheinen des großen Tafelwerkes des „Challenger"-Reports, ist es vor allem die geometrisch-regelmäßige Form des Skelettes gewesen, welche bei vielen dieser Organismen als augenfälligstes Merkmal empfunden wurde, und so hat denn nicht bloß die morphogenetische Spekulation, sondern auch die ästhetische und philosophische Naturbetrachtung immer wieder bei diesen Regelmäßigkeiten angeknüpft. Es sei nur an zwei morphologische Theorien erinnert, bei deren Begründung und Verteidigung die Radiolarien eine wichtige Rolle gespielt haben, an die Grundformenlehre Haeckel's und an die mechanische Gerüstbildungshypothese seines Schülers Dreyer, und ebenso möge auf die bekannten bildlichen Zusammenstellungen hingewiesen sein, durch welche, auch wieder von seiten Haeckel's, Künstler und Laien auf die wunderbaren Skelettstrukturen der Radiolarien aufmerksam gemacht wurden.

Während so hauptsächlich das Rhythmische und Symmetrische im Aufbau dieser Organismen das Interesse fesselte, hat die Forschung vor einem anderen hervorstechenden Charakterzug der Radiolarienwelt, vor ihrem Formenreichtum, wie vor einem großen, unenthüllbaren Mysterium Halt gemacht. In der That sind bis jetzt nur ganz vereinzelte Versuche gemacht worden, die beispiellose Mannigfaltigkeit der Radiolarienformen von einem anderen Gesichtspunkt als von dem der Stammesgeschichte aus verständlich zu machen, und angesichts des Umstandes, daß der außerordentliche Artenreichtum der Radiolarien in absolut keinem rationalem Verhältnis zu der monotonen Beschaffenheit des äußeren Mediums zu stehen scheint, konnte hier sogar die alte Vorstellung von einer schrankenlosen, gleichsam launisch spielenden Gestaltungskraft der Natur einen Rückhalt finden.

Haeckel freilich hat gerade an dem Formenreichtum der Radiolarien die vergleichend-morphologische Methode stammesgeschichtlicher Forschung zu erproben und so wenigstens eine beschreibend-historische Erklärung dieser Mannigfaltigkeit zu geben versucht, und da in der That viele auf den ersten Blick divergente Radiolariengruppen sich zwanglos in phylogenetischen Reihen zusammenschließen lassen, so hält er die Radiolarien für „phylogenetisch weit interessanter und dankbarer als die meisten übrigen Protozoen", und er meint, daß „die Triumphe, welche die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Radiolarien in der phylogenetischen Erkenntnis dieser Formenreihen liefert, um so bedeutungsvoller sind, als sie auch auf wichtige Fragen der generellen Phylogenie und Descendenztheorie ein helles Licht werfen" (1894, S. 204).

27965

Wir sind heute vielleicht skeptischer geworden bezüglich der Beurteilung der reinen vergleichend-morphologischen Methode und bezüglich der Wertschätzung „phylogenetischer Reihen", solange nicht auch die Paläontologie und Ontogenie ein wirklich ausreichendes Material liefern und solange wir keine Mittel in der Hand haben, verwandtschaftliche Aehnlichkeiten von Konvergenzbildungen mit Sicherheit zu unterscheiden. Jedenfalls sind aber heute, 20 Jahre nach dem Erscheinen des „Challenger"-Reports, die Fragestellungen, mit denen wir an formenreiche Gruppen herantreten, in verschiedener Hinsicht andere geworden; hintereinander und vielfach miteinander verknüpft, sind anatomisch-physiologische, ökologische und entwickelungsmechanische Probleme in den Vordergrund des Interesses gerückt, und so möchten wir jetzt vor allem die Frage der Lösung näherbringen, welche biologische Bedeutung ein solcher Formenreichtum hat und durch welche Faktoren die Formen in der Ontogenese bestimmt und zur Entfaltung gebracht und in der Phylogenese erhalten und abgeändert werden.

Nach allen diesen Richtungen hin ist aber die Formenwelt der Radiolarien, wenn wir von DREYER's rein hypothetischem Versuche absehen, bis jetzt ein nahezu vollkommen jungfräuliches Gebiet gewesen, und so sehen wir z. B., daß ARNOLD LANG, der in seinem Lehrbuch eine hoch specialisierte Cölodendride *(Coelospathis ancorata)* als Beispiel eines in seinem Skelettbau äußerst komplizierten einzelligen Wesens in genauer Beschreibung vorführt, keinerlei Versuche macht, die Strukturen biologisch zu deuten, und mit einer gewissen Resignation die Worte hinzufügt: „Ein Organismus, wie der beschriebene, ist gewiß wunderbar kompliziert, wenn man bedenkt, daß er nur eine einzige Zelle darstellt. Doch hält die physiologische Vervollkommnung lange nicht gleichen Schritt mit der morphologischen Komplikation, die für uns zum größten Teil noch unverständlich ist."

Es schien mir verlockend zu sein, die reiche Radiolarien-Ausbeute der „Valdivia" im Sinne einer erweiterten Formenlehre so gut wie möglich auszuwerten und, soweit es am toten Material, ohne das Hilfsmittel des Experimentes, und nur unter ausgiebiger Heranziehung der reichlich vorhandenen teratologischen Daten möglich ist, auch an die Behandlung einiger formphysiologischer Fragen heranzutreten. Vom Boden der reinen Experimentalforschung aus mögen die Methoden und das Erreichte als unzulänglich angesehen werden, es scheint mir aber angebracht zu sein, in ein unbebautes Gebiet lieber auf einem vorläufigen und unvollkommenen Wege, als überhaupt nicht einzudringen.

Einige Ergebnisse, zu welchen ich bald nach der Inangriffnahme der Arbeit bezüglich der biologischen Bedeutung einiger feinerer Skelettstrukturen gelangt war, haben von Anfang an der Untersuchung eine bestimmte Richtung gegeben, und so bin ich veranlaßt worden, die Formen der Radiolarien, und insbesondere der Tripyleen, hintereinander von vier Gesichtspunkten aus eingehender zu behandeln und den vorliegenden „Allgemeinen Teil" in vier organisch zusammenhängende Abschnitte zu gliedern:

I. Form und Funktion.
II. Form und Medium.
III. Formbildung in der Ontogenese.
IV. Vererbung und Variation.

In einem Schlußwort soll dann nochmals auf den Formenreichtum eingegangen werden.

Im Rahmen dieser Abschnitte haben mehrere Gegenstände Besprechung gefunden, welche sicherlich nicht in das Gebiet einer Formenlehre im gewöhnlichen Sinne des Wortes gehören, so die geographische Verbreitung und Ernährung im II. und die Fortpflanzung im IV. Abschnitte. Aber bei dem vorwiegenden Interesse, welches gerade die Form der Radiolarien von jeher auf sich gelenkt hat, und bei der Unmöglichkeit, am toten Material allen anatomischen und physiologischen Problemen gleichmäßig nachzugehen, mag diese Unterbringung und überhaupt die ganze, vom Ueblichen abweichende Anordnung des Allgemeinen Teiles berechtigt erscheinen. Daß ein Versuch, die Formenlehre in dieser Weise in den Vordergrund zu stellen, praktisch durchführbar ist, das glaube ich im folgenden zeigen zu können; ob er auch grundsätzlich-systematisch statthaft ist, das läuft in letzter Linie auf eine Kernfrage naturphilosophischer Art hinaus, auf welche an dieser Stelle nicht eingegangen werden soll.

Bemerkt sei noch, daß der Allgemeine Teil selbstverständlich in ausgedehntestem Maße auf die Beschreibungen im Systematischen Teil und insbesondere auf das Tafelwerk Bezug nimmt. Jedoch ist ersterer selbst so weit mit Abbildungen ausgestattet, daß eine fortlaufende Lektüre auch ohne Benutzung der Tafeln möglich sein wird.

I. Abschnitt.

Form und Funktion.

Fachwerke einfacher Ordnung.

Ueber die Bedeutung der gröberen und feineren Strukturen des Radiolarienskelettes sind bisher nur ganz allgemein gehaltene Ansichten geäußert worden. Was die Hauptbestandteile des Skelettes, die Gitterschalen der Spumellarien und Castanelliden, den Sagittalring der Nassellarien, die Radialstacheln der Aulacanthiden und Acantharien u. s. w. anbelangt, so ist Haeckel jedenfalls im Recht, wenn er diese Bildungen ganz allgemein als Stütz- und Schutzapparate bezeichnet, d. h. als Stützen für die plasmatischen und gallertigen Weichkörperteile und als Schutzvorrichtungen gegen äußere Einflüsse, unter denen wohl in erster Linie an die Angriffe von Feinden gedacht worden ist. In den meisten Fällen wird sich übrigens die stützende und schützende Funktion ebensowenig voneinander trennen lassen, wie dies z. B. beim Chitinpanzer der Arthropoden der Fall ist. Eine besondere Funktion, nämlich die von Fangapparaten, käme nach Haeckel den verschiedenen Appendicularorganen des Skelettes, z. B. den End- und Seitenanhängen der Aulacanthidenstacheln und Cölographidengriffel, zu (Textfig. 103), und in ähnlicher Weise erscheinen auch nach Dreyer (1892, S. 380) die Ankerfädchen der letzteren „sehr zweckmäßig zum Zurückhalten anschwimmender Nahrungspartikel und als Haftapparate“. Freilich will Dreyer, der bei der streng mechanistischen Tendenz seiner Untersuchung

teleologischen Erklärungsversuchen fernsteht, einer solchen Deutung keinen besonderen Wert beimessen.

Daß sich bisher — abgesehen von einigen Ausführungen BRANDT's (1892, S. 4 ff.) — noch niemand ernstlich mit einer teleologischen Betrachtung des Radiolarienskelettes befaßt hat, ist auf den nämlichen Grund zurückzuführen, aus welchem auch die Kieselskelette der Hexactinelliden noch nicht von diesem Gesichtspunkte aus bearbeitet worden sind. Den ersten Untersuchern dieser Objekte lag eben kein vollkommen genügend konserviertes Material vor, an welchem die Beziehungen der Skelettteile zu den peripherischen Weichkörperteilen deutlich hervortraten. Speciell der größte Teil des „Challenger"-Materials bestand ja aus Bodensedimenten, also aus leeren Gehäusen und Schalenbruchstücken, und so hatte HAECKEL keine Veranlassung, von der Vorstellung abzugehen, daß ein großer Teil der Skelettstrukturen nackt, d. h. ohne plasmatische Umhüllung, ins umgebende Medium hervorrage.

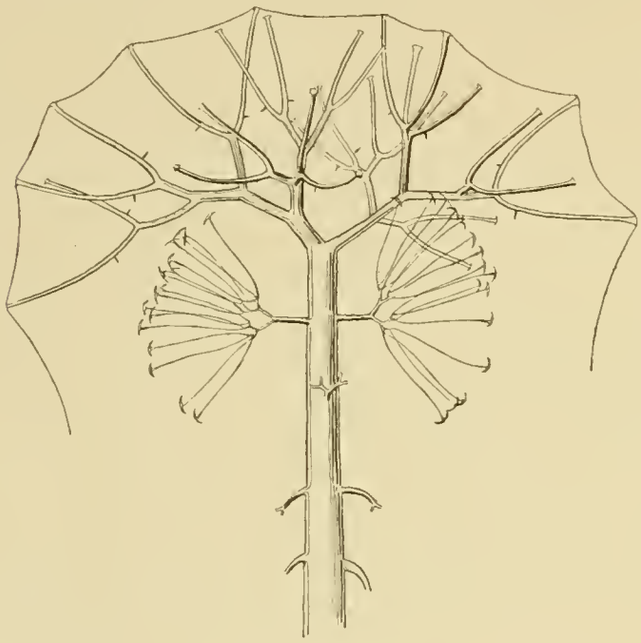


Fig. 103.

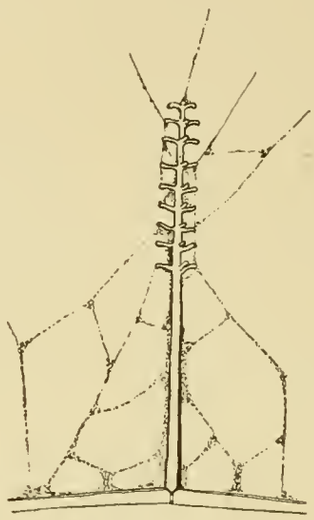


Fig. 104.

Fig. 103. Terminalkrone eines Radialstachels von *Coelodecas ambulacrum*.
Fig. 104. Radialstachel von *Aulosphaera elegantissima* mit dem Ueberzug der extrakapsulären Sarkode (nach R. HERTWIG).

Was im besonderen die Tripyleen anbelangt, so rühren die einzigen abweichenden Beobachtungen von R. HERTWIG und BÜTSCHLI her. Ersterer (1879) hat einen Radialstachel von *Aulosphaera* abgebildet, welcher samt seinen zahlreichen Astquirlen von einem zarten, spinnwebartigen Netzwerk von Plasmafäden umhüllt erscheint (Textfig. 104). Von diesem Netzwerk strahlen die eigentlichen Pseudopodien frei ins Wasser aus. Eine zweite Beobachtung stammt von BÜTSCHLI (1883) und betrifft eine im Mittelmeer gefischte Cölographide *(Coelothamnus Davidoffi)*. BÜTSCHLI giebt ausdrücklich an, daß die ganz wasserklare Gallerte das gesamte Skelett bis zu den äußersten Spitzen der Strahlen umhülle, aber weder diese, noch die HERTWIG'sche Beobachtung haben in der Literatur eine weitere Beachtung gefunden. Allerdings bildet auch HAECKEL (Rep., Taf. CXXII, Fig. 3) eine Cölographide *(Coelothauma duodenum)* ab, bei welcher die „Griffel"

samt ihren Ankerfädchen vollständig von Gallerte umschlossen sind, dagegen bemerkt er im Text (S. 1447), daß bei den Cölographiden überhaupt die Terminalkronen und die „anchor pencils“ über die Oberfläche des Calymmas hervorzuragen scheinen.

Meine eigenen Beobachtungen gingen von den Radialstacheln der Aulacanthiden aus. In der Darstellung, welche HAECKEL von diesen Formen giebt, z. B. in der hier (Textfig. 105) teilweise wiedergegebenen Abbildung von *Aulographis candelabrum*, treten die Stachelenden mit ihren „Appendicularorganen“ nackt über die Oberfläche des Weichkörpers, bezw. des Mantels von Tangentialnadeln hervor, und zwischen ihnen entspringen aus dem „Sarcodictyum“ (d. h. dem das Calymma äußerlich umhüllenden Sarkodenetz) die frei ausstrahlenden Pseudopodien. Wie indessen das „Valdivia“-Material mit Sicherheit erkennen läßt, liegen den betreffenden Bildern Exemplare mit deformiertem, infolge der Konservierung stark

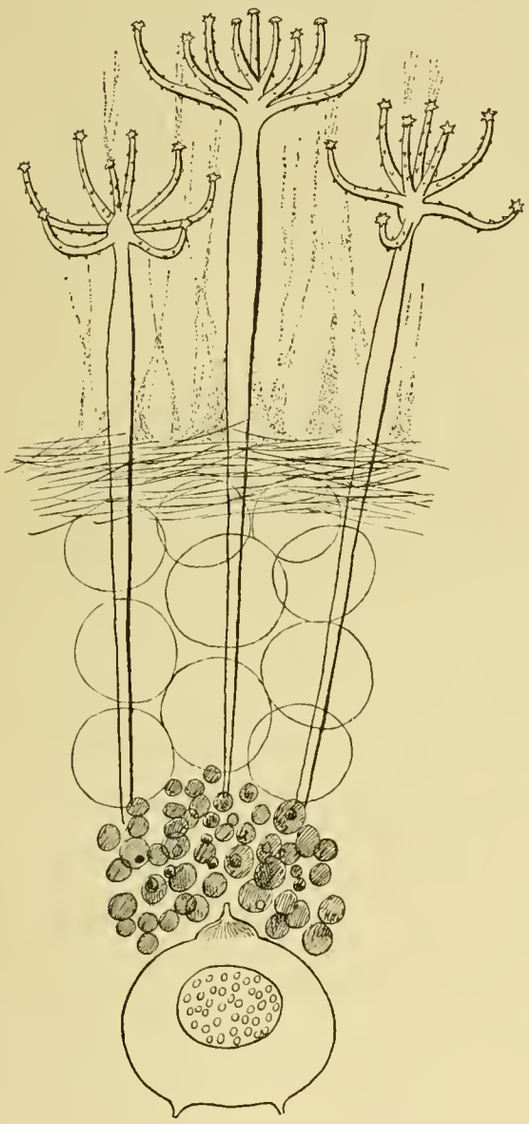


Fig. 105. *Aulographonium candelabrum*, nach HAECKEL (Rep., Taf. CIII, Fig. 1).

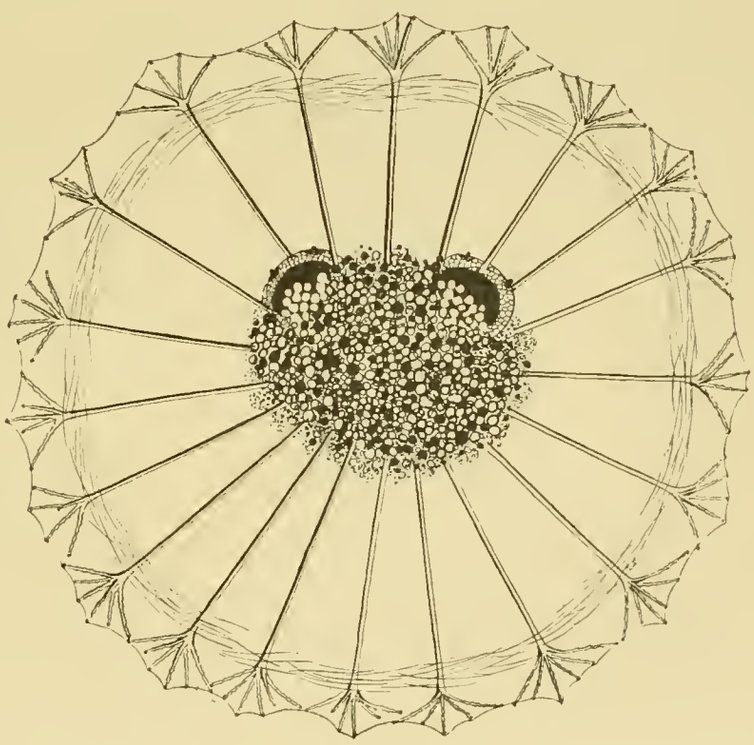


Fig. 106. *Aulographonium bicorne.*

geschrumpftem Weichkörper zu Grunde. Im natürlichen Zustand dagegen ragen die Stacheln, z. B. von *Aulographonium bicorne*, nur mit ihrem äußersten, die Terminalkrone tragenden Ende über den Mantel von feinen Tangentialnadeln hervor und sind nicht nackt, sondern von einem kontinuierlich den Weichkörper umhüllenden, außerordentlich zarten Oberflächen-

häutchen (dem extrakalymmalen Sarkodehäutchen) baldachinartig überwölbt. Von dieser äußersten, die Stachelenden umschließenden Plasmaschicht hat man sich die Pseudopodien ausgehend zu denken.

So treten uns also die Radialstacheln in erster Linie als Stützen oder Streben entgegen, und zwar erscheinen als eigentliche Träger des Oberflächenhäutchens, bezw. als Haftapparate die bedornten oder gezähnten Endbildungen der Terminaläste, die nach dem Vorgang von HAECKEL als Spathillen (σπάθη, Quirl) bezeichnet werden. In typischen Fällen, z. B. bei *Aulographis tetrancistra* (Textfig. 107), sind die Spathillen kleine, den Terminalästen aufgesetzte Scheiben, welche am Rande mit zurückgekrümmten Zähnchen versehen sind. Speciell bei *Aulographonium bicorne* (Textfig. 108) dagegen bestehen die Spathillen aus einem terminalen, nach außen gerichteten Enddorn und einem subterminalen Kranz von 4—6 winzigen Zähnchen. Auch sonst kommen mannigfache Modifikationen dieser Haftapparate vor, in allen Fällen handelt es sich aber darum, durch Vergrößerung der Oberfläche die Adhäsion des Außenhäutchens zu steigern.

Fig. 107. Fig. 108.

Fig. 107. *Aulographis tetrancistra.*
Fig. 108. *Aulographonium bicorne.*

Durch die Terminaläste selbst, welche speciell bei den einzelnen *Aulographonium*-Arten einen verschieden gebogenen Verlauf besitzen (Textfig. 105 und 108) und vielfach auf knopf- oder polsterartigen Ausweitungen des Stachelendes aufsitzen, wird der durch die Spannung des Oberflächenhäutchens ausgeübte Druck auf die als Hauptstreben dienenden Radialstacheln konzentriert, und letztere übertragen ihn ihrerseits auf die centrale, verhältnismäßig kompakte, von Phäodellen erfüllte Weichkörpermasse, innerhalb welcher die proximalen Stachelenden ein dichtes Flechtwerk bilden. Die hohle Beschaffenheit der Radialstacheln ist, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, als ein ursprünglicherer Zustand zu betrachten gegenüber den bei anderen Familien auftretenden massiven Stacheltypen und als eine im Interesse der Gewichts- und Materialersparnis beibehaltene Eigenschaft anzusehen, während die spindelförmige Auftreibung der Schaftmitte, welche den Radialstacheln vieler Aulacanthiden die Form von Turnierlanzen giebt, geeignet ist, ihre Druck- und Biegungsfestigkeit zu erhöhen. Zuweilen sind die Terminaläste und die Auftreibungen des Schaftes so orientiert, daß man einen kontinuierlichen Uebergang von Spannungstrajektorien aus den ersteren in die letzteren annehmen kann (Textfig. 105).

Alles in allem bilden Oberflächenhäutchen, Radialstacheln und centrale Weichkörpermasse zusammen ein einigermaßen elastisches und nachgiebiges System, welches nicht bloß unter

normalen Verhältnissen den Zusammenhalt und die Gesamtform des Organismus gewährleistet, sondern auch bei äußeren Einwirkungen, insbesondere wohl bei Kollisionen mit aktiv beweglichen Organismen, ein gewisses Maß von Druck- und Stoßfestigkeit und eine sofortige Restitutio ad integrum ermöglicht.

Ich bin von den Stacheln der Aulacanthiden ausgegangen, weil mir bei ihnen die beschriebenen Zusammenhänge erstmals aufgefallen sind und weil sie, wegen der überaus mannigfaltigen Ausbildung der Terminalbildungen, die Funktionen des Skelettes wenigstens nach einer Seite hin besonders deutlich erkennen lassen. Nicht minder lehrreich sind aber diejenigen Tripyleentypen, bei welchen die Radialstacheln mit ihren centralen Enden nicht einfach in die Weichkörpermasse hereingesteckt, sondern mehr oder weniger fest mit einer geschlossenen Gitterschale verbunden sind. Bei diesen Formen, insbesondere bei den Aulosphäriden, Sagosphäriden und Castanelliden, haben wir wirkliche Fachwerke einfacher Art vor uns, welche ganz

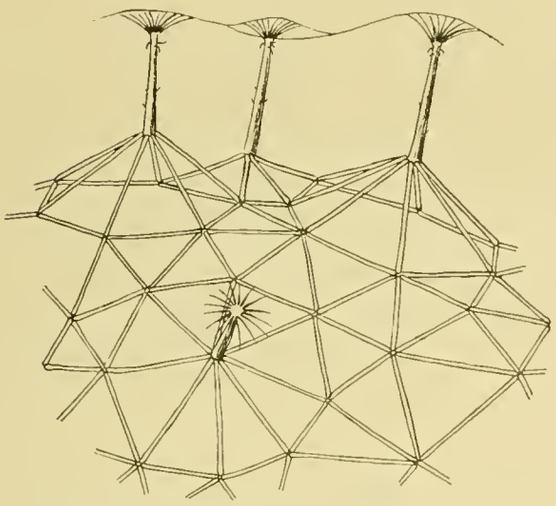


Fig. 109. Eine Gruppe von Pyramiden von *Auloscena verticillus*.

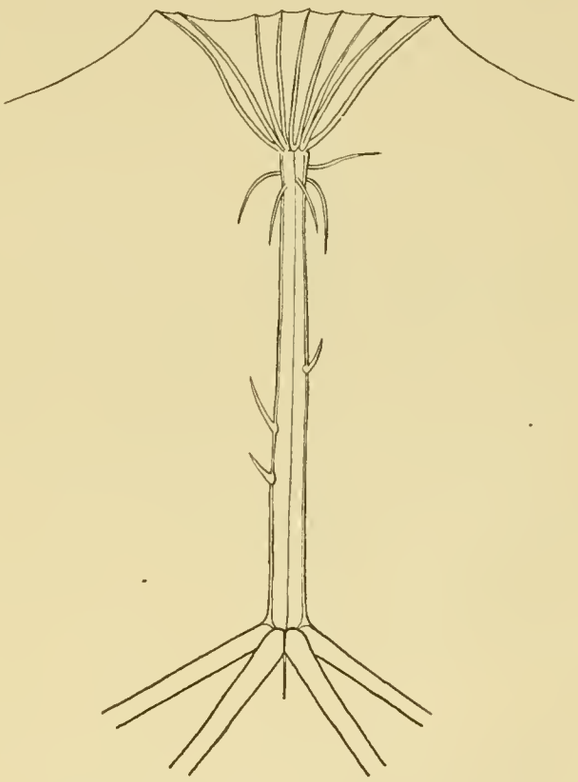


Fig. 110. Radialstachel von *Auloscena verticillus*.

allgemein den Zusammenhalt des Weichkörpers vermitteln, vor allem aber den als Druck- und Stoßfänger funktionierenden Radialstacheln als Unterlagen und damit als Druckverteilungsapparate dienen.

In besonders schöner Weise lassen die Aulosphäriden, namentlich die *Auloscena*-Arten, die Funktion der einzelnen Skelettteile erkennen (Textfig. 109, 110). Die Gitterschale besteht hier aus lauter selbständigen, tangentialen, mit Gallerte gefüllten Kieselröhren, welche in den einzelnen Knotenpunkten meist zu fünfen oder sechsen zusammentreten und so ein sehr regelmäßiges trigonales Maschenwerk bilden. Speciell bei den Auloscenen erhebt sich nun ein Teil der Knotenpunkte zu flachen, meist regelmäßig sechsseitigen Pyramiden, welche die mit kronenförmigen Terminalbildungen ausgestatteten Radialstacheln tragen. Sowohl der normale, bei kugeligen Formen überall gleichmäßige Druck des Oberflächenhäutchens, als auch einseitige, von außen kommende

Stoßwirkungen werden von den elastischen Armen der Kronen aufgenommen (Textfig. 110), und zwar bringt es die große Zahl und regelmäßige Anordnung der Arme mit sich, daß speciell die letztgenannten Druckwirkungen sich auf größere Bezirke der Oberfläche verteilen und dadurch die Haut vor einseitiger Derangierung oder Durchbohrung bewahrt wird. Indem ferner der von den Armen aufgenommene Druck auf den Schaft des Radialstachels und die Fußpyramide weitergeleitet wird, erfolgt abermals eine Verteilung seiner Wirkung. Dabei dürften zweifellos die gelenkartigen Verbindungen der Hohlstäbe, die ich als Radgelenke beschrieben habe (Textfig. 111), eine wichtige Rolle spielen. Denn wenn es auch bei der Kleinheit und Elasticität des Objektes unmöglich ist, die minimalen Winkelveränderungen der in den Knotenpunkten zusammenstoßenden Tangentialbalken direkt zu beobachten und zu messen, so scheint mir doch aus der ganzen Anordnung der sternartigen Knotenpunkte mit Bestimmtheit hervorzugehen, daß für die Tangentialröhren nicht bloß die Möglichkeit kleiner Drehungen besteht, sondern daß es sich wirklich um eine „zweckmäßige" Einrichtung, um die Herstellung eines „halbstarren Systems" handelt, dessen Sinn eben in der Milderung der von außen kommenden Stoßwirkungen gelegen ist (vergl. Spec. Teil, S. 103; 1904a, S. 598).

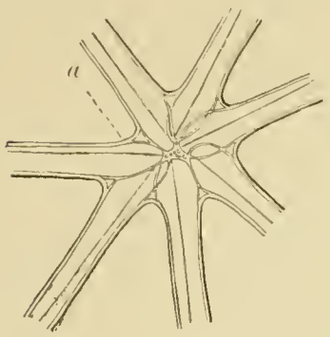


Fig. 111. Stern aus der Gitterschale von *Auloscena verticillus*. Bei *a* spaltet sich die Röhrenwandung in zwei Lamellen, von denen sich die äußere als Gelenkkapsel auf die benachbarte Röhre überschlägt, die innere in die Bildung des Astralseptums übergeht.

Auch beim Aulosphäridenskelett kommt als eine weitere architektonisch verständliche Eigentümlichkeit die hohle Beschaffenheit des Schaftes und der Streben hinzu. Es handelt sich hier selbstverständlich um Einrichtungen, welche eine bedeutende Material- und Gewichtsersparnis ermöglichen. Auf die Centralfäden, welche die Skelettelemente der Aulosphäriden im Unterschied von den Radialstacheln der Aulacanthiden besitzen, wird an anderer Stelle eingegangen werden.

Konstruktionen ähnlicher Art, wie sie das *Auloscena*-Skelett zeigt, sind sowohl aus der Technik wie aus der Organismenwelt bekannt. Sehr nahe liegt vor allem der Hinweis auf die Wirbeltiergliedmaße, deren Stützskelett mit der Krone des *Auloscena*-Stachels und deren distal zunehmende Gliederung mit der Fußpyramide vergleichbar ist. Auch an die Stützwurzeln vieler Pflanzen, namentlich an die bekannten Stelzenwurzeln der Mangrovebäume *(Rhizophora)*, mag noch besonders erinnert werden.

Einrichtungen von ähnlicher Art und gleicher Funktion, wie die Aulosphäriden, weisen auch viele Sagosphäriden auf, nur daß hier die einzelnen Skelettelemente sich als massive, sehr biegsame Balken darstellen und in den Knotenpunkten wirklich miteinander verschmolzen sind, und mit dem ferneren Unterschiede, daß die Fußpyramiden nicht einfache Erhebungen einzelner Felder des Maschenwerkes sind, sondern als selbständige, der Gitterschale aufgesetzte, zeltartige Bildungen erscheinen (Textfig. 113). Trotz dieser strukturellen Verschiedenheiten können aber die Skelette der Aulosphäriden und Sagosphäriden auf Grund einer Konvergenzentwickelung sehr weitgehende Uebereinstimmungen zeigen, wie dies z. B. bei den keulenförmig verdickten Radialstacheln von *Auloscena atlantica* und *Sagenoscena lampadophora* (Textfig. 112 und 113) der Fall ist. Jedenfalls ist aber die mechanische Leistung der beschriebenen Skelettbildungen in beiden Familien die nämliche, abgesehen von dem Umstand, daß bei den Aulosphäriden die Elasticität

und relative Nachgiebigkeit des Aulosphäridenskelettes im wesentlichen auf dem Vorhandensein der „Radgelenke“, diejenige des Sagosphäridenskelettes auf der Biegsamkeit der Balken selber beruht.

Auch bei den Castanelliden dienen, wie zahlreiche wohlerhaltene Exemplare des „Valdivia“-Materials zeigen (Taf. XXXVI, Fig. 274), die Radialstacheln in erster Linie als Träger für das Oberflächenhäutchen und somit als Druckfänger. Ein wesentlicher Unterschied der Castanelliden gegenüber den vorhin genannten Familien besteht aber darin, daß die Gitterschale selber,

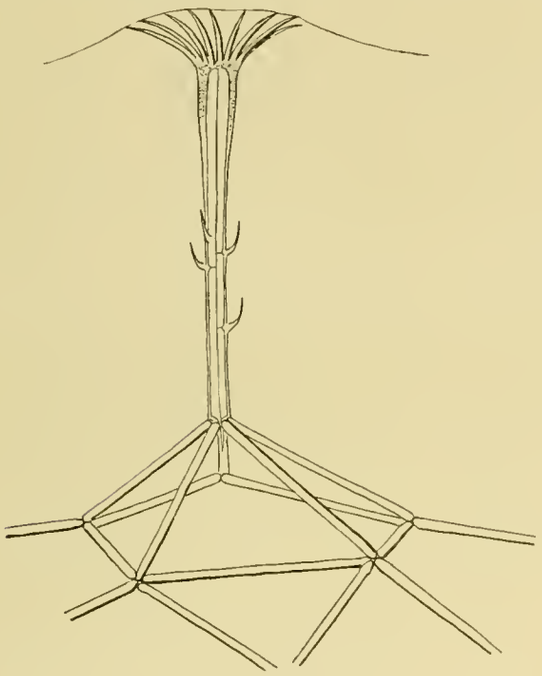


Fig. 112. *Auloscena atlantica* n. sp.

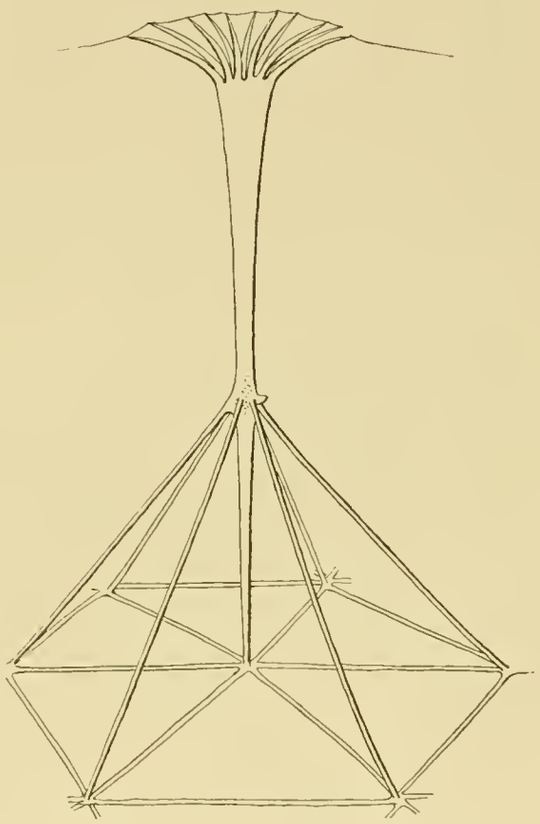


Fig. 113. *Sagenoscena lampadophora* n. sp.

welche einerseits als Schutzhülle, andererseits als Stütze für die Radialstacheln und somit als Druckverteilungsapparat funktioniert, ein durchaus festes Gefüge zeigt und somit keine lokalen und vorübergehenden Ausbiegungen und Formveränderungen einzugehen im stande ist. Das gleiche gilt auch für die zu den Circoporiden gehörigen Haeckelianen (Taf. XX, Fig. 176, 177).

Fachwerke höherer Ordnung.

Schon bei einzelnen der einfacher gebauten Sagosphäriden sehen wir eine weitere Differenzierung angebahnt, welche in den Konstruktionen der Ingenieur-Mechanik ihr Gegenstück findet, nämlich die Ausbildung von Fachwerken höherer Ordnung, welche in noch stärkerem Maße als die bisher besprochenen Strukturen den Anforderungen der Druck- und Biegungsfestigkeit genügen dürften. Wie weiter unten eingehender geschildert werden soll, sind an den beiden Polen der ballonförmigen Individuen von *Sagenoscena irmingeriana* die Spitzen der Fuß-

pyramiden durch Tangentialbalken miteinander verbunden, so daß eine seitliche Versteifung der Radialstacheln herbeigeführt wird (Taf. XVII, Fig. 159, 160). Bei der Sagosphäriden-Gattung *Sagenoarium* und ebenso bei den koloniebildenden Tuscaroren ist diese seitliche Verkoppelung der Fußpyramiden eine ganz allgemeine geworden, und indem also sämtliche Pyramiden mit allen ihren Nachbarn durch tangential verlaufende Balken verbunden sind, wird durch die Gesamtheit der letzteren eine zweite äußere Gitterschale gebildet, welche, wenigstens bei *Sagenoarium*, von der primären inneren Schale durch etwas weitere Maschen unterschieden ist (Textfig. 114). So entsteht ein kompliziertes, aber sehr regelmäßig angeordnetes Fachwerk, welches aus zwei „Gurtungen", nämlich der äußeren und inneren Gitterschale, und einer aus den Zeltstäben gebildeten „Füllung" besteht. Da die Füllungsglieder die Gurtungen unter spitzem Winkel treffen, so würden die Skelette von *Sagenoarium* und *Tuscarora* unter den Begriff des „Strebenfachwerkes" fallen, angesichts ihrer dimensionalen, von den einfacheren Konstruktionen der Ingenieur-Mechanik wesentlich abweichenden Verhältnisse wird man von einem „räumlichen Fachwerk höherer Art" reden müssen [1]).

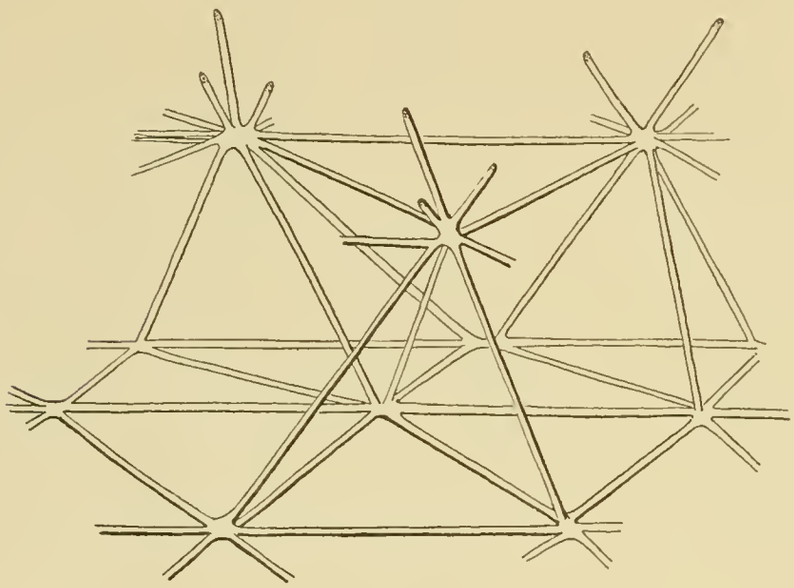


Fig. 114. *Sagenoarium dicranon.* Gitterwerk in Seitenansicht.

Fachwerke ähnlicher Art, die aber wegen der rechtwinkligen Verbindung der Gurtungen und Füllungsglieder als „Ständerfachwerke" zu bezeichnen wären, finden sich bei den Cannosphäriden. Sie sind deshalb von großem Interesse, weil sie eine außerordentlich weitgehende Uebereinstimmung mit den Skelettstrukturen der Hexactinelliden zeigen, worauf ich schon früher (1904a) hingewiesen habe. Das Skelett der Cannosphäriden besteht aus zwei konzentrischen Schalen, von denen die äußere (Textfig. 115 *ä*) aus tangential gelagerten, in fünf- oder sechsseitigen Maschen angeordneten Hohlstacheln besteht und in ihren Knotenpunkten die verschieden gestalteten Radialstacheln trägt, während die innere *(i)* ein mit einer Hauptöffnung versehenes, bald solides, bald siebartig durchlöchertes Gehäuse bildet. Beide Schalen sind durch sehr dünne Hohlröhren, die Radialbalken, miteinander verbunden. Letztere bilden die direkten Fortsetzungen von kegel- oder warzenförmigen Erhebungen der inneren Schale und setzen in den Mittelpunkten der leicht geknickten Tangentialbalken der äußeren Schale an. Wir haben es also auch hier mit einem räumlichen Fachwerk höherer Art zu thun, dessen Gurtungen durch die äußere und innere Gitterschale und dessen Füllungsglieder durch

1) Für freundliche Beratung auf diesen Grenzgebieten bin ich meinen Kollegen J. v. WEYRAUCH und KÜBLER zu großem Danke verpflichtet.

die Radialbalken gebildet werden, und dessen mechanische Funktionen nach dem früher Gesagten ohne weiteres verständlich sind.

Eine Komplikation weist das *Cannosphaera*-Skelett noch insofern auf, als sowohl die Tangentialbalken der Außenschale als auch die Radialbalken mit „Ankerfädchen", d. h. mit dreiarmigen, an einem dünnen Kieselfaden befestigten Ankerchen, ausgestattet sind. Die Ankerfädchen der Tangentialbalken sind nach außen gerichtet, diejenigen der Radialbalken zeigen eine quirlförmige Anordnung und im ganzen eine tangentiale Richtung (Textfig. 115).

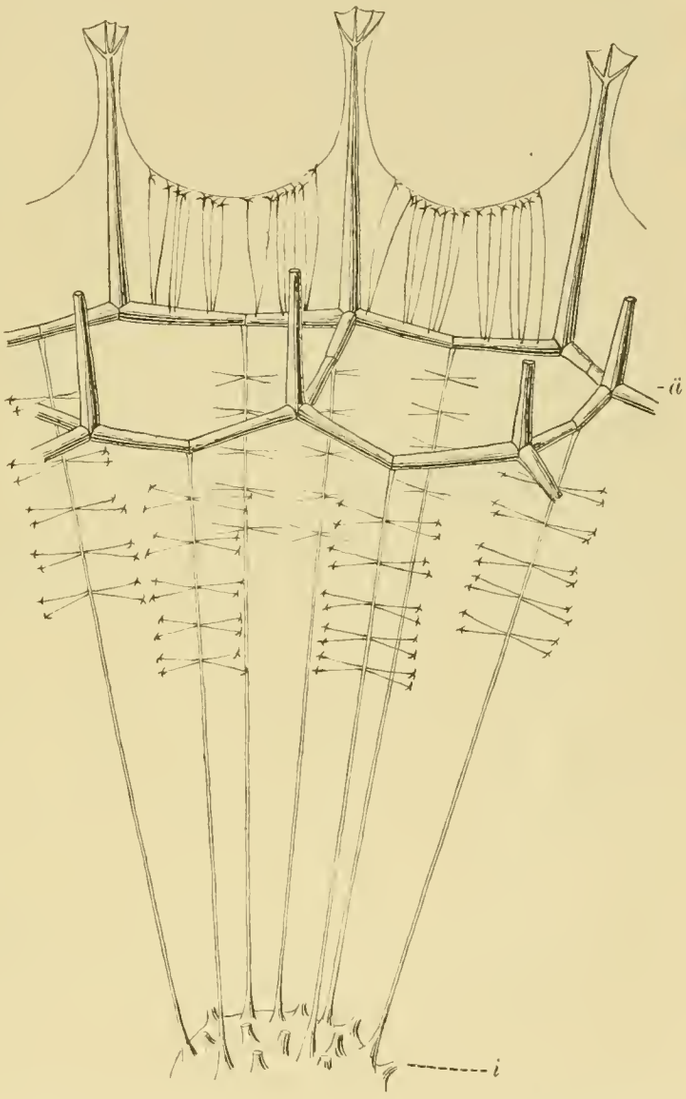


Fig. 115. Skelett von *Cannosphaera antarctica*. *ä* äußere Gitterschale, *i* inneres Gehäuse.

Welche Bedeutung haben diese Ankerfädchen? Sind sie wirklich, wie Haeckel und Dreyer vermutet haben, als Fang- und Haftapparate zu betrachten, welche anschwimmende Nahrungspartikelchen festzuhalten haben? Es ist hier zu sagen, daß man allerdings die Skelette der antarktischen Cannosphären fast stets mit großen Mengen von Diatomeen, insbesondere mit den mächtigen Cylindern von *Corethron*, angefüllt findet. Da nun die meisten dieser Diatomeen mit langen, stachel- oder borstenförmigen Fortsätzen und speciell die *Corethron*-Arten außerdem mit eigentümlichen Häkchen ausgestattet sind, so könnte man in der That zu der Annahme gelangen, daß die Ankerfädchen von *Cannosphaera* die Funktion haben, sich mit den Fortsätzen der Diatomeen zu verstricken und also letztere festzuhalten. Indessen zeigen diejenigen Exemplare, deren Calymma und Phäodium vollkommen erhalten ist, erstens, daß gar nicht die großen Charakterformen des antarktischen Diatomeenplanktons, sondern kleinere, stark verkieselte Arten *(Fragilaria, Coscinodiscus)* den Cannosphären als Nahrung dienen und daß also jene großen Formen wohl erst im Netze in die Skelette hereingeraten waren, und zweitens, daß im natürlichen Zustand wenigstens die Ankerfädchen der Radialbalken vollkommen im Calymma eingeschlossen sind. Sie können demnach nur die Bedeutung von intermediären Stützelementen haben.

Das Gleiche gilt für die Ankerfädchen der Tangentialbalken, solange sich der Weichkörper im Zustande größter Ausdehnung befindet. Ist jedoch das Weichkörpervolumen ein geringeres

und ist also die über die Radialstacheln gespannte extrakalymmale Sarkodehaut stark eingebuchtet, so kann letztere mit ihren Einbuchtungen die Ankerchen der Tangentialbalken erreichen, und die Ankerchen scheinen dann in ähnlicher Weise mit der Außenhaut verbunden zu sein, wie die Spathillen der Aulacanthidenstacheln. Es dürften demnach die Ankerfädchen der Tangentialbalken, wenigstens bei gewissen Kontraktionszuständen des Weichkörpers, eine ähnliche Rolle wie die Terminalkronen der Radialstacheln spielen, d. h. sie werden als sekundäre Haft- und Stützapparate für das äußere Sarkodehäutchen dienen, während sie, wie gesagt, bei maximalem Weichkörpervolumen ausschließlich die Aufgabe von intermediären Stützelementen haben.

Bei Betrachtung der in diesem Kapitel geschilderten Skelettstrukturen wird man vielfach an die Anordnungsverhältnisse erinnert, welche die Stützsubstanzen in anderen Organismengruppen zeigen, so z. B. an die Verteilung des „mechanischen Gewebes" in den oberirdischen Organen der Pflanzen, in den Halmen, Blütenstengeln u. s. w. So konnte ich denn auch bei meinen Radiolarien-Untersuchungen manche Anregungen aus den einschlägigen Abschnitten in G. HABERLANDT's „Physiologischer Pflanzenanatomie" schöpfen, und umgekehrt trat die Verlockung an mich heran, meine an den Radiolarien gemachten Erfahrungen auch auf Gebiete zu übertragen, welche bisher keine eingehende Bearbeitung von teleologischem Standpunkt aus erfahren haben. In erster Linie kamen dabei die Kieselschwämme und speciell die Hexactinelliden in Betracht, eine Gruppe von Organismen, deren wunderbar gestaltete Kieselskelette von jeher das ästhetische Interesse der Beobachter auf sich gelenkt und wohl auch die Frage nach der Bedeutung der Einzelstrukturen immer wieder nahegelegt haben. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle zu wiederholen, was ich bereits früher (1904a) über die Skelettstrukturen der Hexactinelliden vorgebracht habe:

„Wer an der Hand der Erfahrungen, welche an den Skeletten der Tripyleen gemacht werden konnten, einen Streifzug in das Gebiet der Hexactinelliden unternimmt und die Darstellungen in den neueren Arbeiten F. E. SCHULZE's [1]) durchmustert, der wird in der Lage sein, an allen Ecken und Enden alte Bekannte wiederzufinden. Schon der Grundplan des Gesamtgerüstes zeigt, wenn man die Hexactinelliden mit den Tripyleen vergleicht, sehr viel Berührungspunkte. Wir haben bei *Cannosphaera* gesehen, daß sich das Skelett als Ganzes als ein Fachwerk darstellt, bei welchem die äußere Gurtung durch die Gitterschale, die innere Gurtung durch das Innengehäuse und die Füllung durch die Radialbalken gebildet werden (Fig. 115). Ferner sind bei *Cannosphaera* die Radialstacheln als Druckfänger oder Druckvermittler, die inneren Ankerfädchen als intermediäre Stützelemente anzusehen.

Zu einem Fachwerk ganz ähnlicher Art sind auch die Skelettteile der Hexactinelliden zusammengefügt, nur daß hier zu den beiden Hauptgurtungen, welche durch die Systeme der Autodermalia und Autogastralia gebildet werden, unter Umständen noch eine oder mehrere Zwischengurtungen in Gestalt der Parenchymalia hinzukommen können (Fig. 116), sowie auch bei Pflanzenteilen, z. B. bei den Schäften der Cyperaceen, die beiden als Hauptträger funktionierenden Bastrippen durch dazwischen gelagerte, im Querschnitt als „Bastsicheln" erscheinende Stränge

1) Vergl. insbesondere F. E. SCHULZE, Die Hexactinelliden des Indischen Oceans. I. Teil: Die Hyalonematiden, Berlin 1894. II. Teil: Die Hexasterophora, Berlin 1895. III. Teil: Berlin 1900. Derselbe, Die Hexactinelliden, in: Fauna arctica, Bd. I, Lief. 1, Jena 1900. Derselbe, *Caulophacus arcticus* (ARMAUER HANSEN) und *Calycosoma gracile* F. E. SCHULZE nov. spec. Abh. K. Preuß. Akad. Wiss., Berlin 1903.

unterstützt werden können [1]). Als Fachwerke mit nur zwei Hauptgurtungen könnten die Skelette der beiden von SCHULZE beschriebenen arktischen Hexactinelliden [2]) bezeichnet werden, Fachwerke mit einer oder mehreren Zwischengurtungen findet man dagegen in besonders schöner Ausbildung bei *Calycosoma gracile* [3]) und bei einzelnen Hyalonematiden [4]).

Bei einem Vergleich speciell des *Hyalonema*-Skelettes mit der *Cannosphaera* kann man entweder die beiden Hauptgurtungen, also das Stratum der Autodermalia und das der Autogastralia, oder aber die äußere Hauptgurtung und die nächstfolgende (vielfach die einzige) Zwischengurtung zu den beiden Schalen von *Cannosphaera* in Beziehung bringen. Versuchen wir zunächst den Vergleich auf letztere Art durchzuführen.

In Fig. 116 ist die Anordnung der Skelettteile von *Hyalonema Heideri*, wie sie sich auf einem senkrecht geführten Schnitte durch die Kelchwand darstellt, wiedergegeben. Das Stratum der Autodermalia, auf dem Bild vertreten durch die tangentialen Strahlen der hypodermalen Pentaktine *(tp)*, entspricht der äußeren Gitterschale von *Cannosphaera*, während die durch die Tangentialstrahlen der parenchymalen Oxyhexaktine *(to)* gebildete Lage mit dem inneren Gehäuse von *Cannosphaera* verglichen werden kann. Ferner entsprechen die Radialstrahlen der Pentaktine und Oxyhexaktine *(rp* und *ro)* den Radialbalken von *Cannosphaera*, die dermalen Pinule *(p)* stehen nach Anordnung und Struktur den Radialstacheln und die zahlreich vorhandenen Mikro-Oxyhexaktine *(mo)* den inneren Ankerchen gegenüber. Auch in funktioneller Hinsicht ergiebt sich eine vollkommene Uebereinstimmung: insbesondere dürfen wohl die Pinule, welche, wie die Radial-

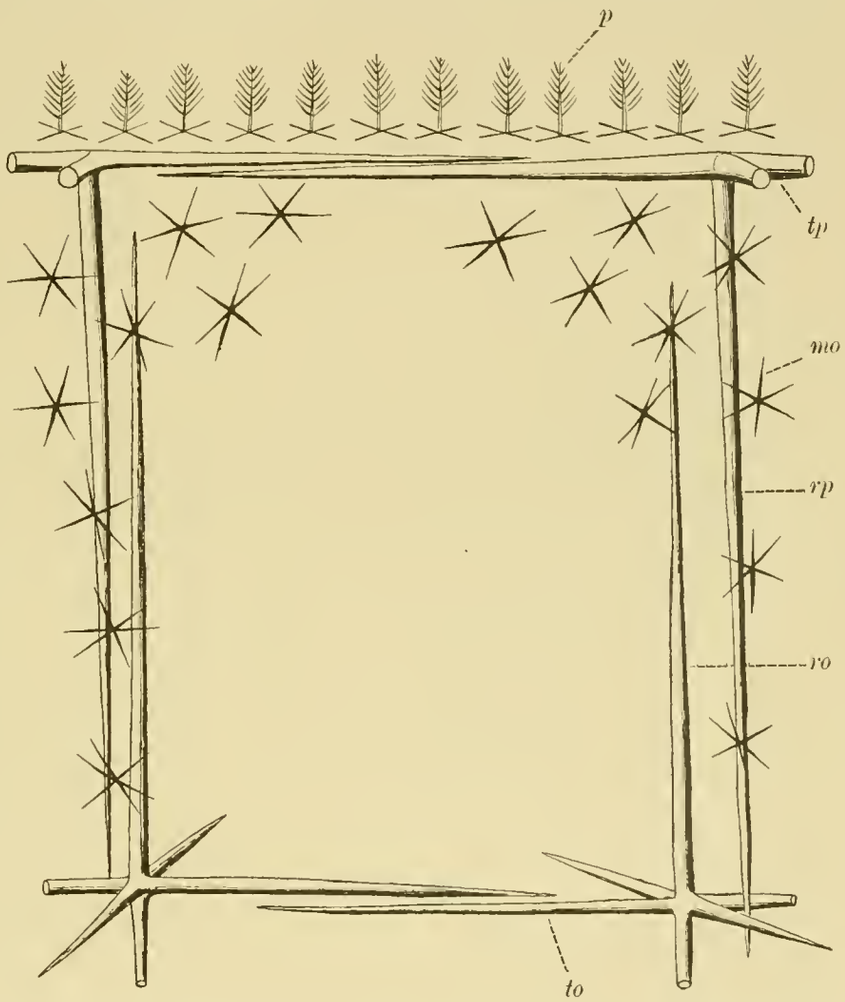


Fig. 116. Skelett von *Hyalonema Heideri*. *p* Pinule, *tp* und *rp* Tangential- und Radialstrahlen der hypodermalen Pentaktine (Außengurtung), *to* und *ro* Tangential- und Radialstrahlen der parenchymalen Oxyhexaktine (Zwischengurtung), *mo* parenchymale Mikro-Oxyhexaktine. Nach F. E. SCHULZE.

1) Vergl. G. HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, 3. Aufl., S. 159.
2) Fauna arctica, Bd. I, Taf. IV, Fig. 2 und 11.
3) *Caulophacus* etc., Taf. II, Fig. 3.
4) Hexactinelliden des Indischen Oceans, Teil I, Taf. III, Fig. 5, 16, 26 u. a.

stacheln, je einen Hautkegel emporheben [1]), als Apparate zur Aufnahme und Verteilung äußerer Druckwirkungen, also als äußere Druckfänger oder Druckverteiler, und die Mikro-Oxyhexaktine, wie die inneren Ankerchen, als intermediäre Stützelemente, als innere Druckfänger oder Druckverteiler bezeichnet werden.

Ein Unterschied besteht freilich zwischen den beiden Gerüstformen. Bei den Hexactinelliden sind die einzelnen Skelettelemente nicht fest verbunden, während bei *Cannosphaera* sämtliche Teile teils direkt ineinander übergehen, teils durch Gelenke miteinander in Zusammenhang stehen, teils, wie die inneren Ankerchen, durch Kieselfäden an den Radialbalken befestigt sind. Es ist klar, daß diese Verschiedenheit ohne weiteres in der Beschaffenheit des Weichkörpers eine Erklärung findet: bei den Schwämmen ist der Weichkörper ein konsistentes, zelliges Gewebe mit eigenem innerem Zusammenhalt, bei *Cannosphaera* dagegen ein Komplex von Gallerte und zarten Plasmasträngen, welcher ohne ein in sich selbst zusammenhängendes Skelett keine genügende Kohäsion besitzen würde, um seine Eigenform zu bewahren.

Es wurde bei der bisherigen Betrachtung nur auf eine Tripyleenfamilie, auf die Cannosphäriden, Bezug genommen. Zieht man auch die Aulosphäriden, Sagosphäriden und Aulacanthiden zum Vergleich heran, so ergiebt sich eine ganze Reihe von weiteren, die feineren Skelettstrukturen betreffenden Uebereinstimmungen.

In erster Linie findet man für die Pinule und überhaupt für die distalen, die Körperoberfläche überragenden Strahlen der hexaktinen und pentaktinen Hautskelettteile bald in den Bäumchen der *Aulosphaera dendrophora* HAECKEL [2]), bald in den der ganzen Länge nach gleichmäßig bedornten Radialstacheln von *Aulastrum spinosum* (Taf. XIV, Fig. 139), bald in den keulenförmigen, „beschuppten“ und kanellierten Stacheln verschiedener *Aulacantha*-Arten [3]) das entsprechende Analogon.

Eine weitgehende Aehnlichkeit zeigt aber auch der Aufbau der intermediären Mikro-Oxyhexaktine und ihrer Derivate mit den Endbildungen der Aulacanthiden- und Aulosphäridenstacheln, und dieser morphologischen Aehnlichkeit dürfte auch eine solche in funktioneller Hinsicht entsprechen. Es wurde bereits oben die Annahme ausgesprochen, daß, ebenso wie die Pinule als äußere Druckfänger wirken, jene äußerst zierlichen intermediären Stützelemente der Hexactinelliden, analog den Ankerchen von *Cannosphaera*, als innere Druckfänger oder Druckverteiler funktionieren. Man wird z. B. aus der morphologischen Beschaffenheit der Florikome von *Dictyaulus elegans* (vergl. Fig. 117) [4]) schließen dürfen, daß dieselben einen kugelförmigen, gegenüber der Umgebung in irgend welcher Hinsicht differenzierten Gewebskörper einschließen und mit ihren gezähnelten Endschirmen dessen membranartige Grenzschicht umfassen, so wie die Spathillen der Aulacanthiden in der extrakalymmalen Sarkodehaut festhaften. Trifft nun ein Druck von irgend einer Seite her dieses kugelige Gebilde, so wird das Florikom gemäß seiner besonderen Struktur in zweierlei Weise wirksam sein: es wird erstens infolge der federnden Beschaffenheit seiner Arme den Druck abschwächen, und zweitens auf Grund seines sechsstrahligen Baues den Druck, soweit derselbe nicht schon durch die Federwirkung aufgehoben

1) Vergl. Hexactinelliden des Indischen Oceans, Teil II, S. 5, unten.

2) Vergl. HAECKEL, Rep., Taf. CIX, Fig. 1.

3) Man vergleiche die äußeren Radialstacheln der prinzipalen Hexaktine von *Euplectella aspera* (Hexactinelliden des Indischen Oceans, Teil II, Taf. III, Fig. 4 und 5) mit den Radialstacheln von *Aulacantha cannulata* HAECKEL, Rep., Taf. CV, Fig. 16.

4) Nach Hexact. d. Ind. Oc., Teil II, Taf. IV, Fig. 3 und 6.

ist, verteilen. Trifft nämlich ein Druck das Gebilde genau in der Achsenrichtung eines Einzelbündels, so wird er auf dessen Antipoden übertragen und durch diesen verteilt werden. Setzt jedoch die Druckwirkung an einem anderen Punkte der Oberfläche ein, so wird sie in zwei oder drei Komponenten zerlegt und demgemäß durch die Antipoden eine noch ausgiebigere Verteilung erfahren.

Bei einzelnen Varianten wird entweder die federnde, druckschwächende oder die druckvermittelnde und -verteilende Wirkung der Skelettteile verstärkt. So finden wir z. B. bei den Diskohexastern von *Saccocalyx pedunculata* (Textfig. 118)[1] durch spiralige Drehungen der Arme die erstere, bei den Diskohexastern von *Dictyaulus elegans* (Textfig. 119)[2] durch gleichmäßigere Verteilung der Endschirme die letztere Wirkung mehr berücksichtigt.

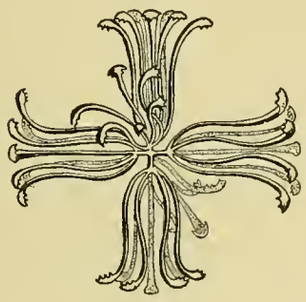


Fig. 117. Florikom von *Dictyaulus elegans*. Nach F. E. SCHULZE.

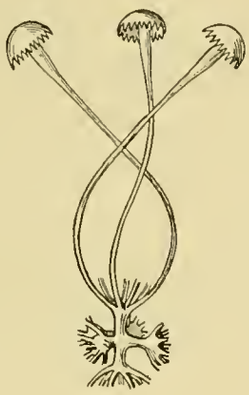


Fig. 118. Diskohexaster von *Saccocalyx pedunculata*. Nach F. E. SCHULZE.

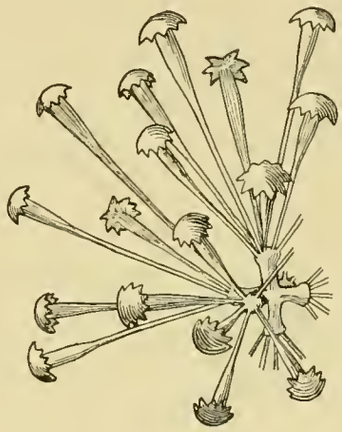


Fig. 119. Diskohexaster von *Dictyaulus elegans*. Nach F. E. SCHULZE.

Wieder andere Konstruktionen finden sich bei *Holascus robustus*, bei welchem sich die Hauptarme der Oxyhexaster zum Teil[3] nach Art der Radialstacheln von *Aulosphaera triodon*, zum Teil[4] wie die der kronentragenden *Auloscena*-Arten spalten.

Es wäre noch ein Wort über die vermutliche Bedeutung der Amphidisken zu sagen. Hier reichen unsere histologischen Kenntnisse nicht zur Entscheidung der Frage aus, ob diese Gebilde einfach als Puffer aufzufassen sind, oder ob sie, was im Hinblick auf die Anordnung der Amphidisken in den Gemmulis der Süßwasserschwämme wahrscheinlicher sein dürfte, dazu dienen, zwei membranartige Schichten irgend welcher Art gegeneinander abzustützen. Ebensowenig sind wir im stande, zu sagen, welche specielle Bedeutung die eigentümlich asymmetrisch gebauten, auf eine drehende Wirkung eingerichteten Paradisken mancher *Hyalonema*-Arten besitzen[5]."

1) Nach Hexact. d. Ind. Oc., Teil II, Taf. V, Fig. 4, 9, 10.
2) Ebenda, Teil II, Taf. IV, Fig. 8, 10.
3) Ebenda, Teil II, Taf. I, Fig. 4.
4) Ebenda, Teil II, Taf. I, Fig. 7.
5) Ebenda, Teil I, Taf. VII, Fig. 11, 12, 15, 16.

Skelett und Centralkapsel.

Da die radiären Skelettelemente in erster Linie einen Stützapparat für die den Weichkörper zusammenhaltende Oberflächenhaut darstellen, so müssen sie ihrerseits ein Widerlager besitzen, welches gröbere Abweichungen von der Normallage verhindert. Speciell bei kugeligen, ellipsoidischen und anderen einfacher gebauten Formen sind zwei Hauptmöglichkeiten vorhanden, je nachdem die Radialstacheln bis in die centralen Weichkörperpartien reichen und hier eine Befestigung erfahren oder einer in mehr peripherischen Weichkörperschichten gelegenen Schale aufgesetzt sind. So kommen die beiden HAECKEL'schen Typen der Astroidskelette (im weiteren Sinne) und Sphäroidskelette zu stande.

Bei den Astroidskeletten kann die centrale Befestigung der basalen Stachelenden eine sehr verschiedenartige sein. So sind bei den Acantharien, ferner in der Tripyleenfamilie der Astracanthiden (Taf. LXXII) und bei den Thalassothamniden (Taf. LXXIII—LXXV) die Radialstacheln in einem centralen Knotenpunkt vereinigt, bei den Aulacanthiden sind sie kreuzweise in die centrale, kompakte Phäodialmasse eingefügt, und die Cölodendriden sind durch die gleich zu besprechenden komplizierteren Strukturverhältnisse gekennzeichnet.

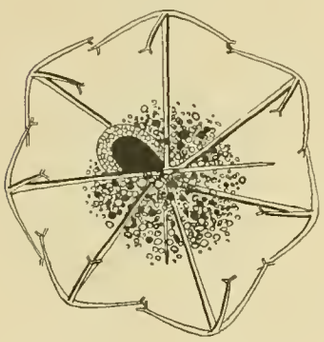


Fig. 120. *Aulographis arcuata* n. sp.

Auch bei den Sphäroidskeletten oder „Gitterkugeln" kommen bezüglich der Befestigung der Radialstacheln verschiedene Varianten vor. Es sei nur an die in den vorigen Kapiteln beschriebenen Verhältnisse bei den Aulosphäriden, Sagosphäriden und Castanelliden erinnert.

Im ganzen sind die Sphäroidskelette weiter verbreitet als die Astroidskelette, und zwar dürfte dies damit zusammenhängen, daß die Gitterkugeln den extrakapsulären Weichkörperteilen einen besseren Zusammenhalt und der Centralkapsel selber einen größeren Schutz gewähren als die astroiden Skelettformen. So kann es nicht überraschen, wenn auch in solchen Radiolariengruppen, welche im ganzen astroide Skelette besitzen, immer wieder Ansätze zum Uebergang auf den sphäroiden Typus gemacht werden. Es sei hier an diejenigen Aulacanthiden erinnert, deren Radialstacheln mit tangential abgehenden oder, wie bei *Aulographis arcuata* (Textfig. 120), mit zurückgekrümmten Terminalästen versehen sind und mit letzteren den Weichkörper käfigartig umklammern, ferner an die Acanthophrakten unter den Acantharien und an die von HAECKEL als eigene Familie behandelten Cölographiden mit ihrer äußeren, durch die miteinander anastomosierenden Astverzweigungen gebildeten Gitterschale (s. unten Textfig. 124).

Die Astroidskelette sind aber nicht bloß insofern gegenüber den Sphäroidskeletten unvorteilhafter, als sie nicht in gleichem Maße, wie diese, den Zusammenhalt und Schutz des Weichkörpers ermöglichen, vielmehr kommt noch hinzu, daß die centralen Teile der ersteren in einen gewissen Konflikt mit der Centralkapsel geraten, welche aus statischen und ernährungsphysiologischen Gründen ebenfalls bestrebt ist, ihren Platz in der Mitte des Weichkörpers einzunehmen. Es ist nun in hohem Maße interessant, zu sehen, wie verschiedenartige Versuche gemacht werden, der Konkurrenz, welche zwischen Centralkapsel und

radiären Skelettstrukturen bezüglich des Weichkörpercentrums besteht, gerecht zu werden (vergl. 1907, S. 159).

Bei den Acantharien und ähnlich bei mehrschaligen Spumellarien mit intrakapsulären Markschalen wird dieser Gegensatz bekanntlich in der Weise ausgeglichen, daß die central gelegene Centralkapsel von den Radialstacheln, bezw. „Radialbalken“ durchbohrt wird (Textfig. 121).

Bei der Tripyleenfamilie der Astracanthiden wird die Centralkapsel durch die Radialstacheln aus dem Centrum des Weichkörpers verdrängt (Textfig. 122). Das statische und ernährungsphysiologische Gleichgewicht wird aber dadurch hergestellt, daß eine dauernde Verdoppelung der Centralkapsel eingetreten ist, ähnlich wie bei den Tuscaroren und bei manchen anderen Protozoen *(Amoeba binucleata, Arcella vulgaris)*. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei der Thalassothamniden-Gattung *Cytocladus*, nur daß hier die aus dem Centrum verdrängte Centralkapsel in der Einzahl erhalten bleibt, aber dafür durch lange, dichotomisch verzweigte Fortsätze mit

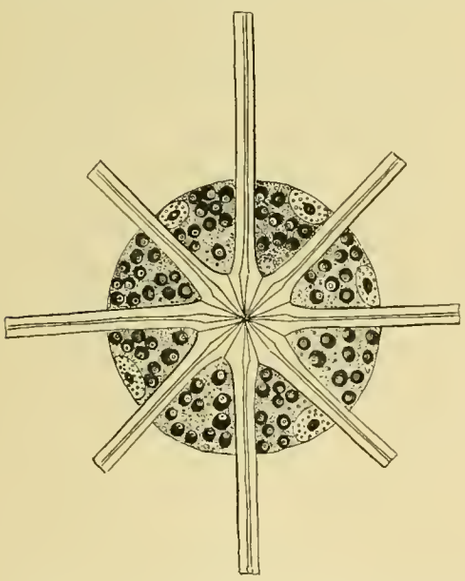


Fig. 121. Centralkapsel von *Acanthometra Claparadei* mit zahlreichen Kernen. Nach R. Hertwig, 1879, Taf. I, Fig. 5.

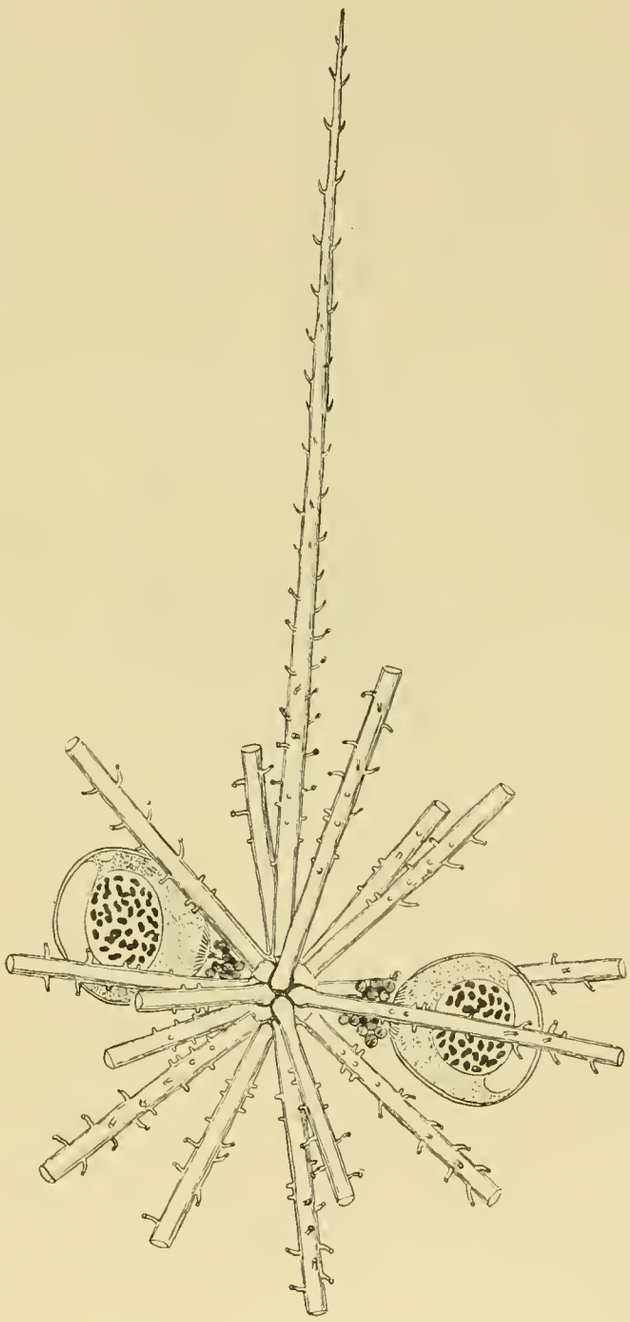


Fig. 122. *Astracantha paradoxa* n. sp.

den verschiedenen Teilen der riesigen Weichkörpermasse in Fühlung tritt und so die Störung des Gleichgewichtszustandes beseitigt (Taf. LXXV).

Bei den monocystinen (einkapseligen) Aulacanthiden sind die Centralkapsel und das die Stachelbasen beherbergende Phäodium nebeneinander oder besser wohl übereinander gelagert, womit ein Uebergang zur monaxon-ungleichpoligen Gestalt angebahnt ist (Textfig. 120), während bei den dicystinen (zweikapseligen) Formen (*Aulographis pandora* u. a.) durch Verdoppelung der Centralkapseln und vielfach ausgeprägt dicentrische Anordnung der Radialstacheln eine bilaterale Symmetrie des ganzen Organismus herbeigeführt wird (Textfig. 123). Man könnte sagen, daß in beiden Fällen sowohl die Centralkapsel als auch das Skelett nachgegeben haben und daß eben wegen der Schwierigkeit, Centralkapsel und Skelett in der Weichkörpermitte zu vereinigen, auf den homaxonen Gleichgewichtszustand verzichtet und zu abgeleiteten Grundformen übergegangen wurde.

Wieder in anderer Weise ist bei den Cölodendriden (Cölodendriden HAECKEL + Cölographiden HAECKEL; Taf. LXVIII, Fig. 507 u. a.; Textfig. 124) ein Gleichgewichtszustand hergestellt worden. Im geraden Gegensatz zu den Astracanthiden und Thalassothamniden, bei welchen die Centralkapsel den Platz geräumt hat, behauptet sie bei den Cölodendriden ihre Stellung in der Weichkörpermitte, während die radialen Skelettelemente auf zwei seitlich gelegene Centren konzentriert sind (Textfig. 124). Diese Anordnungsweise muß gleichzeitig mehreren Anforderungen genügen: einmal muß dem Wachstum, der Teilungsfähigkeit und außerdem eventuellen periodischen Größenschwankungen der Centralkapsel Rechnung getragen werden; ferner sind die inneren Stachelenden so zu fixieren, daß bei äußeren Stoßwirkungen die Centralkapsel nicht beschädigt wird, und daß überhaupt keine wesentlichen und unausgleichbaren Deformationen der ganzen Organisation eintreten können; und schließlich muß auch hier wieder dem Prinzip der Material- und Gewichtsersparnis genügt werden.

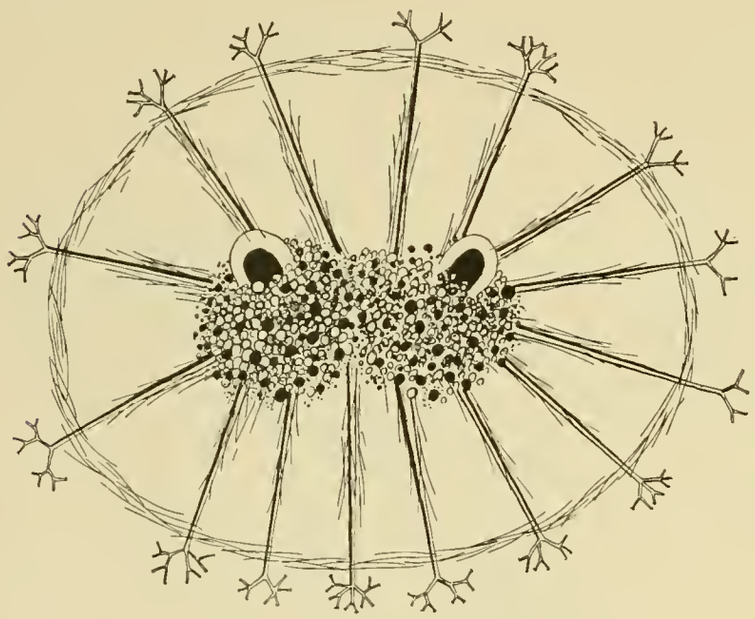


Fig. 123. *Auloceros arborescens dichodendrum.*

Schon bei den am einfachsten gebauten, sphärischen *Coelodendrum*-Arten sehen wir alle diese Forderungen in vollkommener Weise erfüllt. Die central gelegene Centralkapsel ist hier, wie bei allen anderen Cölodendriden sens. lat. (vergl. Textfig. 124) unmittelbar eingeschlossen von der inneren Schale, welche aus zwei dünnwandigen, hemisphärischen Klappen besteht. Jede Halbschale trägt einen schmalen, hohlen, quer zur Hauptachse der Centralkapsel gelegenen Wulst oder Bügel, die einfachste Form einer „Galea“ (Textfig. 125). Dieser Bügel ist in der Mitte am höchsten und besitzt eine steilere, gegen die Astropyle der Centralkapsel gerichtete (orale) und eine flachere (aborale) Abdachung. An der Basis der Aboralfläche findet sich fast stets

eine Reihe kleiner, dicht über der Schalenklappe gelegener, arkadenähnlich angeordneter Fensteröffnungen, an der Basis der Oralfläche dagegen meistens eine einzige große und weite Thorbildung, die „Nasenöffnung“ (Textfig. 125 *nö*). Die so beschaffenen Galeae dienen bei unseren sphärischen Formen als Postamente für die annähernd gleich stark entwickelten und im allgemeinen paarweise in zwei aufeinander senkrechten Ebenen angeordneten Dendriten, d. h. die hohlen, dichotomisch verästelten, die äußere Sarkodehaut tragenden Radialstacheln (1 Nasal- *(n)*, 1 Postnasal- *(pn)*, 2 Hauptseitendendriten *(hs)*). Es läßt sich ohne weiteres erkennen, daß der Bau der Schalenaufsätze selber und die Anordnung der radialen Skelettelemente eine derartige ist, daß „sämtliche von letzteren auf die Schalenklappe ausgeübten Druckwirkungen, mit Ausnahme der in die Apicalachse fallenden, sich gegenseitig aufheben“ (1907, S. 144). Offenbar hat diese Druckverteilung den Zweck, daß bei einer wechselnden Vergrößerung und Verkleinerung des Centralkapselvolumens das Auseinanderweichen und Zusammentreten der inneren Schalenklappen stets in der Richtung der Apicalachse, d. h. in der die Apices der Galeae verbindenden Richtung, vor sich geht. Es wird damit vermieden, daß die Schalenklappen auf der Centralkapsel gleiten, sich mit ihren Rändern übereinander schieben oder die Oeffnungen der Centralkapsel dauernd verdecken können. Ferner wird durch die Galeae der von den Radialstacheln übermittelte Druck derart verteilt, daß eine Beschädigung der Centralkapsel durch die inneren Stachelenden verhindert wird, und endlich ist auch die Konstruktion der hohlen Schalenaufsätze und der Radialstacheln selber eine derartige, daß dem Prinzip der Material- und Gewichtsersparnis Genüge geleistet wird.

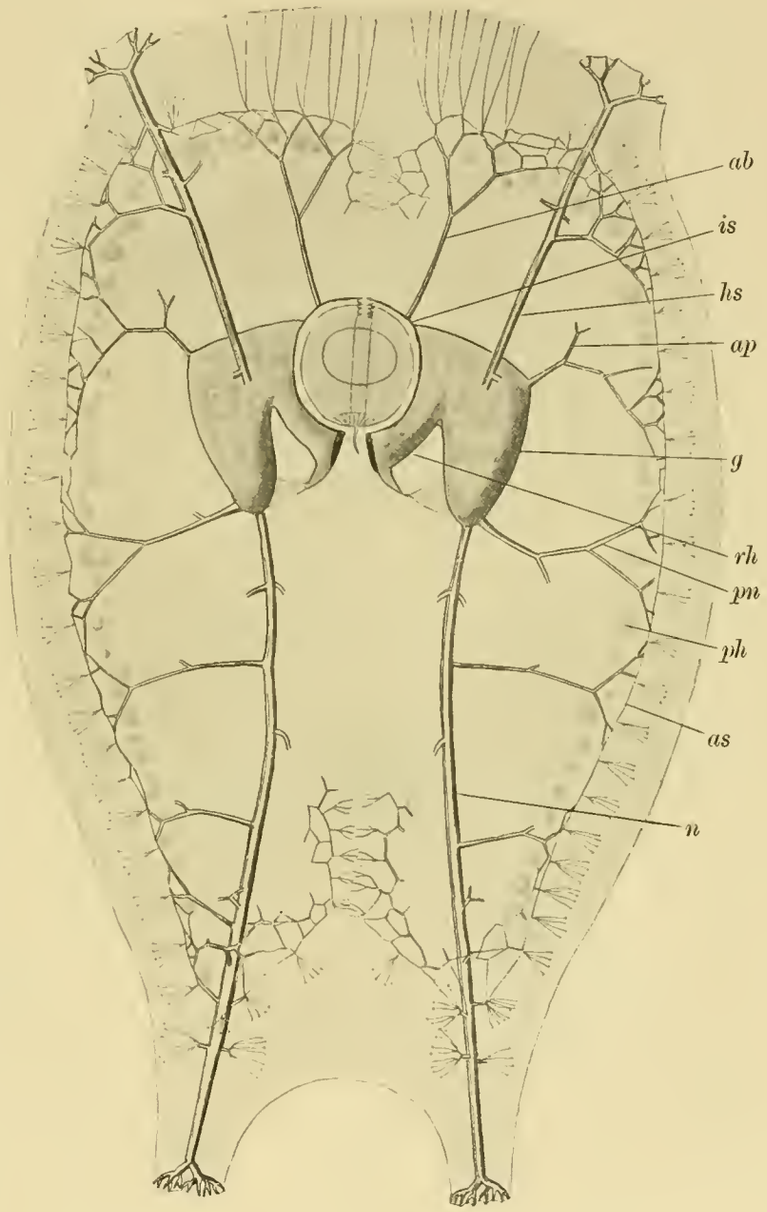


Fig. 124. *Coelographis antarctica* n. sp. Ansicht vom Schalenspalt aus. *ab* Aboraldendrit. *is* innere Schale. *hs* Hauptseitengriffel. *ap* Apicaldendrit. *g* Galea. *rh* Rhinocanna. *pn* Postnasaldendrit. *ph* Phäodellen. *as* äußere Gitterschale. *n* Nasalgriffel.

Eine Weiterentwickelung des einfachen wulst- oder bügelförmigen Galeatypus ist bei denjenigen Formen zu verfolgen, welche die sphärische Gestalt aufgegeben haben. Welche äußeren Faktoren sowohl bei den Cölodendriden (sens. lat.), wie bei anderen Tripyleengruppen derartige Abweichungen von der Kugelform herbeiführen, soll in einem späteren Kapitel gezeigt werden, hier sei nur erwähnt, daß speciell bei ersteren teils pyramidenähnliche, teils beil- oder schmetterlingsförmige Weichkörperumrisse zu stande kommen und daß damit eine ungleich mächtige Entwickelung der vier primären Dendriten im Zusammenhang steht. So sehen wir z. B. bei *Coelodendrum flabellatum* (Textfig. 126) den Postnasaldendriten *(pn)* besonders stark entfaltet, während der Nasaldendrit *(n)* und die beiden Hauptseitendendriten *(hs)* eine schwächere Ausbildung aufweisen. Mit dieser ungleichen Differenzierung der wichtigsten radialen Skelettelemente hängt aber eine Umformung der Galea zusammen: ebenso wie bei anderen Tripyleengruppen die Radialstacheln sich nicht direkt auf der Gitterschale erheben, sondern im Interesse der Druckverteilung entweder auf zeltförmigen Aufsätzen (S. 485, Textfig. 109ff.) oder auf kegelförmigen Ausstülpungen der Schale (Textfig. 127) eingepflanzt sind, so sind auch bei den Cölodendriden diejenigen Teile der Galea, welchen die am stärksten entwickelten Radialelemente aufsitzen, kegel- oder schuppenförmig ausgezogen, so daß

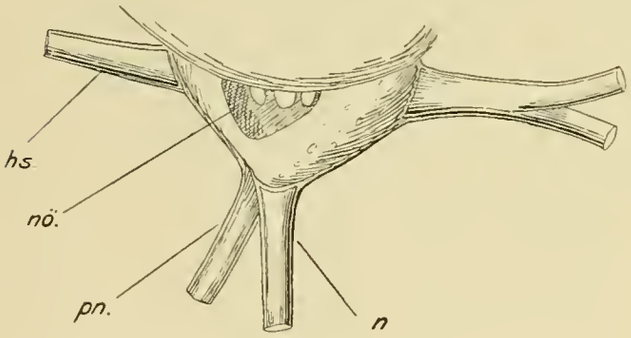


Fig. 125. Galea von *Coelodendrum ramosissimum*. *n* Nasaldendrit. *pn* Postnasaldendrit. *hs* Hauptseitendendriten. *nö* Nasenöffnung.

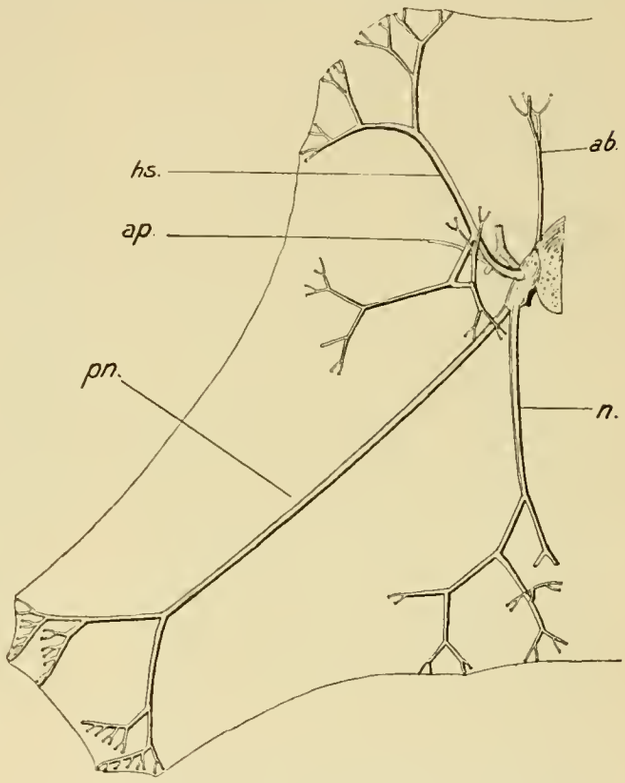


Fig. 126. *Coelodendrum flabellatum*. Halbes Skelett. *n*, *pn*, *hs*, *ap*, *ab* Nasal-, Postnasal-, Hauptseiten-, Apical- und Aboraldendrit.

also die Gestalt der Galea durch die Zahl und das gegenseitige Größenverhältnis der besonders differenzierten Radialstacheln bestimmt wird. Speciell bei unserem *Coelodendrum flabellatum* ist die Galea entsprechend der bedeutenden Verlängerung des Postnasaldendriten nach der Oralseite zu schuppenförmig ausgezogen, bei anderen Formen bedingen auch die Hauptseitendendriten (Taf. LXVI, Fig. 496) oder sogar Skelettelemente mehr sekundärer Art, wie der Aboraldendrit (Taf. LXX, Fig. 520 *ab*), kegelförmige Vorwölbungen der Galea und dementsprechend eine Veränderung ihrer Gesamtgestalt. Bezüglich weiterer Einzelheiten sei auf den speciellen Teil (S. 351 ff.) hingewiesen, hier möge nur noch eine merkwürdige Differenzierung kurz besprochen werden, welche mit den Um-

bildungen der Galea im Zusammenhang steht, nämlich die Entstehung des Nasenrohres oder der Rhinocanna. Schon bei den einfacher gebauten, sphärischen *Coelodendrum*-Arten ist, wie wir gesehen haben, die orale Abdachung der Galea durch eine größere Oeffnung durchbrochen, welche den Innenraum der Galea in den Bereich der im Weichkörper sich abspielenden Cirkulations- und Stoffumsetzungsprozesse bringt (Textfig. 125). In dem Maße nun, wie mit ungleicher und zum Teil excessiver Entwickelung der radiären Skelettelemente die Galea eine mächtigere Ausdehnung erlangt, macht sich das Bedürfnis immer mehr geltend, den größer werdenden Innenraum in mehr regelmäßiger Weise auszunützen und durch Erweiterung jener Nasenöffnung dem Säftestrom besser zugänglich zu machen. Die mit der Nasenbildung verbundene Schwächung der oralen Galeawandung wird dabei zunächst kompensiert durch Differenzierung eines wulst- oder krempenartigen Thorbogens, mit dessen Rand die Stirnfläche der Galea durch ein paar dünne Spangen oder Streben verbunden ist. Dies ist z. B. bei *Coelodecas pumilio* (Textfig. 128) und bei *Coelotetraceras* (Taf. LXVII, Fig. 499) der Fall. Auf einer höheren Organisationsstufe stehen zahlreiche andere Formen, bei welchen die amboßförmige, sehr geräumige Galea zu einem regelmäßigen Depot für die Phäodellen oder, wie wir auch sagen können, zu einer wirklichen Verdauungshöhle geworden ist. An Stelle des weiten, von der Astropyle beträchtlich entfernten Thorbogens ist hier ein enges Nasenrohr, eine eigentliche Rhinocanna, getreten, durch welche die Galea direkt mit der Astropylengegend, d. h. mit der Stelle, wo Nahrungspartikel und Kernsekrete zusammenstoßen, verbunden wird (S. 499, Textfig. 124 *rh*). Dadurch wird erstens eine bestimmt gerichtete Regulation des Säftestroms erreicht; sodann wird durch diese Einrichtung die Wandung der Galea in geringerem Grade geschwächt als durch das Vorhandensein eines weit offenen Thorbogens, und endlich erhält der amboßartig vorgezogene,

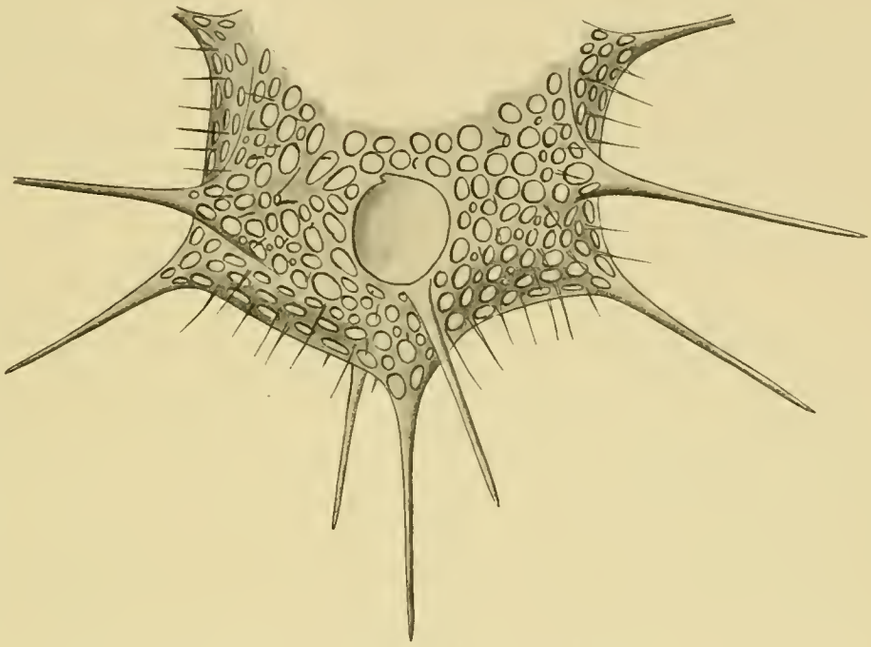


Fig. 127. *Castanidium Moseleyi circoporoides.*

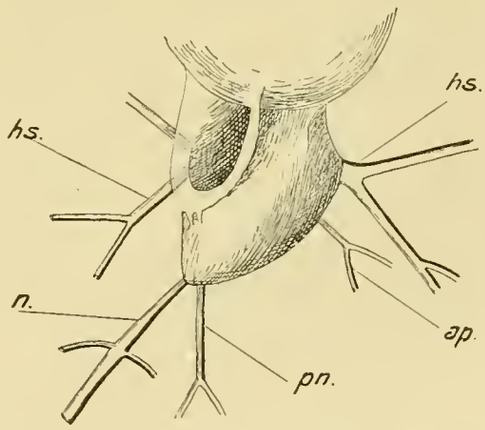


Fig. 128. Galea von *Coelodecas pumilis*. *hs* Hauptseitengriffel. *ap* Apicaldendrit. *pn* Postnasaldendrit. *n* Nasalgriffel.

orale Abschnitt der Galea in Gestalt der Kieselbrücken (Frenula), welche von dem krempenförmig aufgewulsteten Oeffnungsrand der Rhinocanna zur Stirnfläche der Galea hinziehen, accessorische Stützen.

Während also bei den sphärischen Cölodendriden die Galea noch ausschließlich die Funktion eines Postamentes hat, welches gewisse Nebenwirkungen der centralen Stellung der Centralkapsel und der dicentrischen Anordnung der Radialstacheln auszugleichen im stande ist, ist speciell bei den Cölotholinen, Cölothyrsinen und Cöloplegminen zu der Hauptfunktion eine Nebenfunktion ernährungsphysiologischer Art hinzugekommen, und zwar stellt die Galea der letztgenannten Formen in jedem ihrer einzelnen Teile einen Kompromiß zwischen den beiden Funktionen dar.

Schwebeapparate.

Die meisten bisher besprochenen Formen, insbesondere die Mehrzahl der Aulacanthiden, besitzen eine große Zahl gleich langer Radialstacheln. Die von ihren Terminalbildungen getragene Außenhaut kann allerdings zwischen den einzelnen Spathillen kleine facettenartige Einbuchtungen bilden (Textfig. 106 u. a.), aber im großen ganzen zeigt doch der Weichkörper eine gleichmäßig gekrümmte Oberfläche und dementsprechend eine einfache, kugelige, ellipsoidische oder höchstens ei- oder birnförmige Gestalt. Besondere Apophysen, welche die Oberfläche vergrößern und damit den Formwiderstand und die Schwebefähigkeit erhöhen, sind nicht vorhanden: der Körper wird allein durch das geringere specifische Gewicht bestimmter Teile, insbesondere wohl der Calymmahülle und der Alveolen, schwebend erhalten.

Als Schulbeispiele für diesen Typus können einerseits *Aulographonium bicorne* (S. 483, Textfig. 106) mit seinen kandelaberartig, und *Auloscena verticillus* mit ihren fontänenartig angeordneten Terminalkronen (S. 485, Textfig. 109, 110), andererseits die kleinen, rundlichen *Coelodendrum*-Arten mit ihren regelmäßig gablig verzweigten, spathillenbewehrten Radialstacheln (Taf. LXIII, Fig. 488) gelten. Erstere beide Formen repräsentieren in ausgeprägter Weise den Doldentypus, letztere sind Vertreter des dichotomischen Typus.

Diesen einfacher gebauten Formen stehen nun fast in jeder Radiolariengruppe solche gegenüber, bei welchen der Körper im Interesse eines erhöhten Formwiderstandes und Schwebevermögens ein komplizierteres Oberflächenrelief aufweist. Ein solches kann entweder dadurch zu stande kommen, daß die immer noch in großer Zahl vorhandenen Radialstacheln gleichsinnige strukturelle Abänderungen gegenüber dem Dolden- oder dichotomischen Typus aufweisen, oder dadurch, daß die Zahl der radiären Skelettelemente wesentlich reduziert, ihre Länge aber in excessiver Weise ausgebildet ist.

Die erste Entwickelungsrichtung findet sich bei denjenigen Aulacanthiden, Aulosphäriden und Sagosphäriden, bei welchen die Radialstacheln nicht mit flach ausgebreiteten Terminalkronen versehen sind, sondern zahlreiche, bald unregelmäßig verteilte, bald in regelmäßigen Quirlen übereinander gestellte Aestchen tragen. Es kommt auf diese Weise das Bild einer Aehre, Traube oder Rispe zu stande, weshalb dieser Typus als monopodialer oder Aehren-Typus bezeichnet werden möge. Durch eine derartige Anordnung der Skelettverzweigungen wird bedingt, daß die Oberflächenhaut nicht, wie dies beim Dolden- und dichotomischen Typus der Fall ist,

durch eine sehr große Zahl annähernd auf gleichem Niveau befindlicher Stützpunkte (die Enden der Terminaläste) ausgespannt gehalten wird, sondern zwischen den benachbarten Radialstacheln tiefe Einbuchtungen aufweist (Textfig. 129) oder sich scheidenartig um die einzelnen quirltragenden Radialstacheln herumlegt (Textfig. 130). In Bezug auf die Verteilung der Aestchen können verschiedene Modifikationen auftreten:

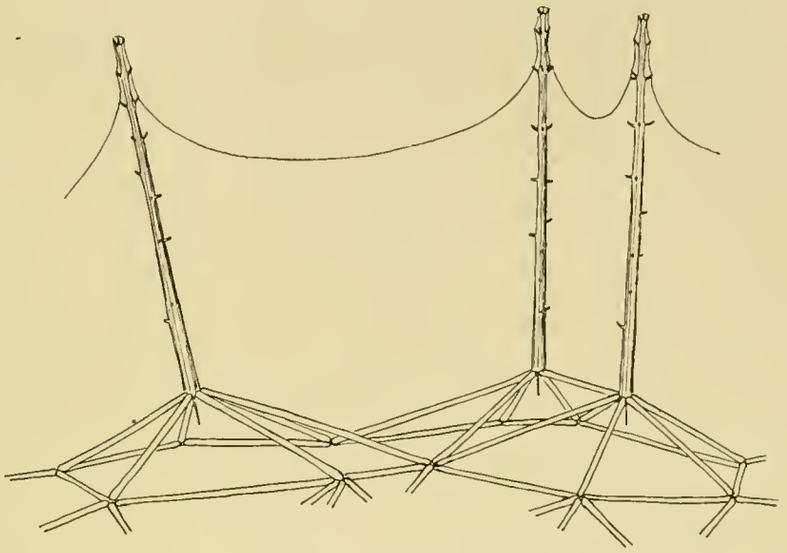


Fig. 129. Pyramiden von *Auloscena pelagica*.

Der unregelmäßige Aehrentypus, bei welchem die meist mit kleinen Knöpfchen endenden Aestchen nicht quirlförmig gruppiert, sondern einzeln zerstreut oder höchstens paarweise angeordnet sind, findet sich z. B. bei dem bipolaren *Aulastrum spinosum* (Textfig. 131). Da im konservierten Material der Weichkörper der einzelnen Exemplare in sehr verschiedenem Grade eingebuchtet ist, so darf wohl angenommen werden, daß im lebenden Zustand, je nach dem wechselnden

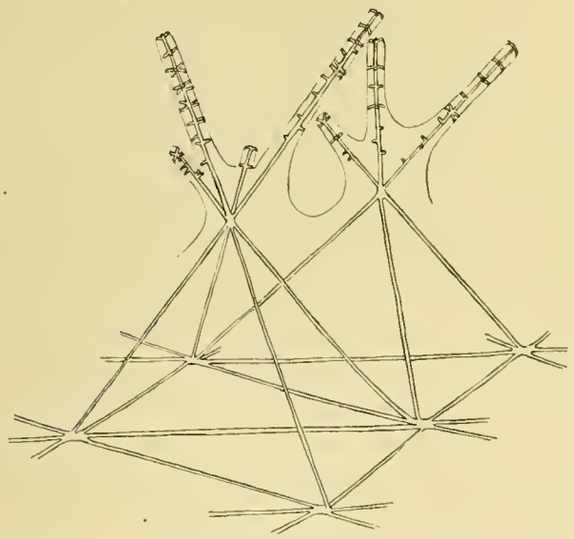


Fig. 130. Zwei Zelte von *Sagoscena elegans*.

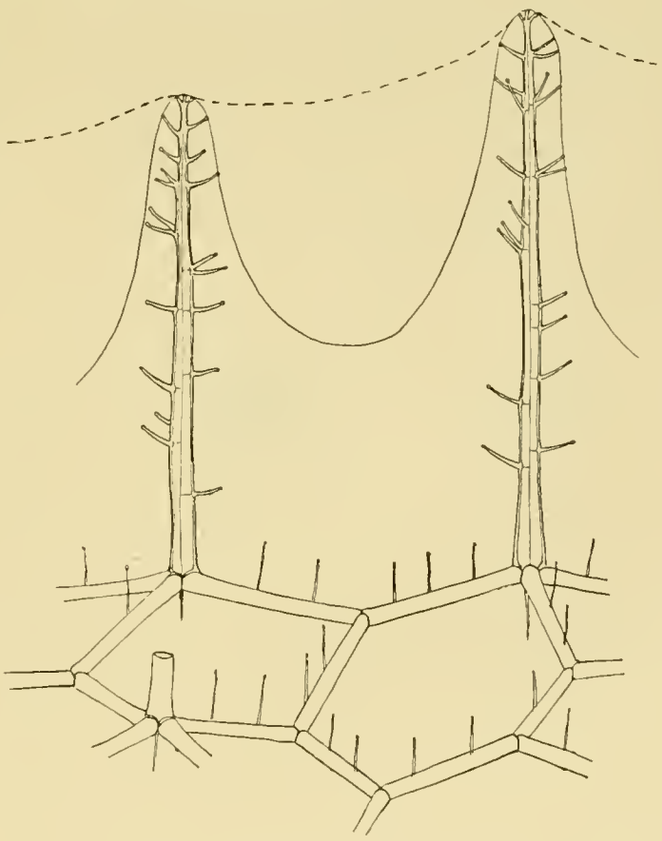


Fig. 131. Skelett von *Aulastrum spinosum*.

Gallertvolumen und physiologischen Gesamtzustand des Tieres, die äußere Sarkodehaut sich bald ziemlich gleichmäßig über die Enden der Radialstacheln herüberspannt (Textfig. 131,

punktierte Linie), bald tiefe Einbuchtungen zeigt und sich einer geringeren oder größeren Anzahl von Astknöpfchen anlegt.

Der regelmäßige Aehrentypus mit quirlförmig angeordneten Aesten und mit ausgeprägt scheidenförmigen Weichkörperfortsätzen tritt besonders schön bei der von HAECKEL und HERTWIG in Messina beobachteten, die Oberflächenschichten bewohnenden *Aulosphaera elegantissima* hervor (Textfig. 132). Schon die nach dem lebenden Tier gezeichnete Abbildung R. HERTWIG's

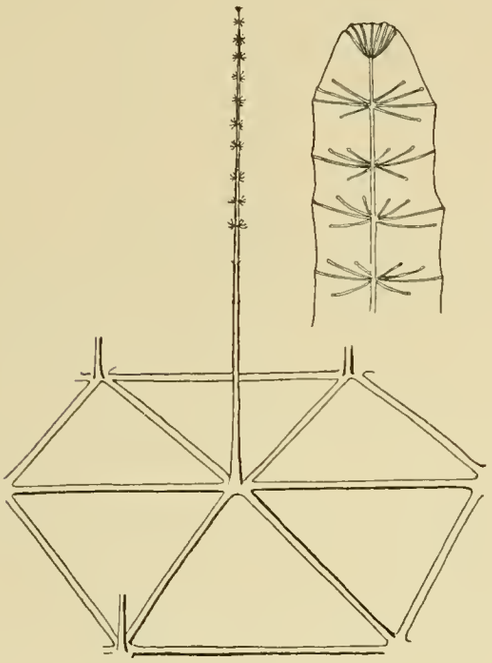


Fig. 132.

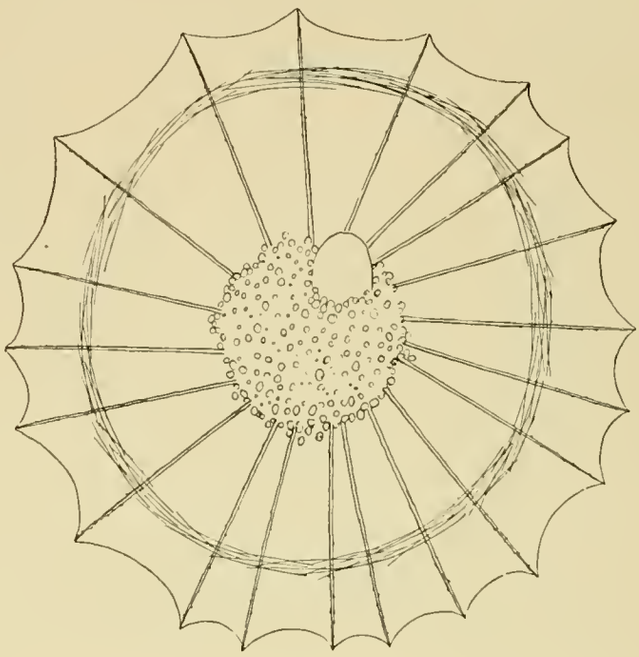


Fig. 135.

Fig. 133.

Fig. 134.

Fig. 132. Radialstachel von *Aulosphaera elegantissima*. Daneben das Stachelende vergrößert.

Fig. 133. *Aulacantha scolymantha typica*. (Die Figg. 133—135 sind bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.)

Fig. 134. *Aulacantha scolymantha typica* mit vier Centralkapseln.

Fig. 135. *Aulacantha scolymantha bathybia*.

(S. 482, Textfig. 104) läßt sehr deutlich erkennen, wie die äußeren quirltragenden Stachelabschnitte scheidenartig vom Weichkörper umhüllt werden und wie von der Oberfläche dieser Scheiden die Pseudopodien ausstrahlen. Auch bei einigen in der Antarktis gefischten Exemplaren der „Gauß"-Ausbeute, welche nur durch die größere Zahl der Astquirle von der mediterranen Form unterschieden waren (vergl. 1904 a, S. 640; 1905, S. 346), ließen sich noch im konservierten Zustand deutlich die scheidenförmigen Uebergänge erkennen.

Eine kurze Besprechung verdient noch die bekannteste Tripyleenart, die *Aulacantha scolymantha*. Bei den im Golf von Neapel gefischten Exemplaren der mediterranen Zwergform *(Aul. sc. typica)* ragen, wenn die Tiere in die Hände des Beobachters gelangen, die äußeren Stachelteile scheinbar nackt über die Oberfläche des Weichkörpers hervor, und dementsprechend

sind denn auch die Aulacanthen in früheren Darstellungen abgebildet (vergl. Textfig. 133). Im „Valdivia"-Material stieß ich ebenfalls auf derartige Zustände, aber daneben fand ich eine größere Anzahl von wohlkonservierten Exemplaren, bei denen sich eine deutliche, baldachinartig von den Stacheln getragene Sarkodehaut nachweisen ließ, die Stachelspitzen also vollständig vom Weichkörper eingeschlossen waren. Es handelte sich teils um mehrkapselige Exemplare der Zwergform (Textfig. 134), teils um die große tiefenbewohnende *Aulacantha scolymantha bathybia* (Textfig. 135). Diese Befunde veranlaßten mich im Frühjahr 1905, in Neapel eine genauere Untersuchung der dortigen Aulacanthen nochmals vorzunehmen, und ich konnte nun in der That bei Lebendfärbung mit Methylenblau oder Neutralrot bei einzelnen Exemplaren zarte, plasmatische körnchenführende Stachelscheiden nachweisen, welche ganz wie bei *Aulosphaera elegantissima* die dornartigen Stacheläste eben noch bedecken. So lag denn die Annahme nahe, daß der nackte Zustand, in welchem die Aulacanthen den früheren Forschern zu Gesicht gekommen sind, kein ganz natürlicher ist, daß vielmehr die Stacheln unter normalen Lebensbedingungen sei es in der einen, sei es in der anderen der von mir beobachteten Formen stets von Weichkörperteilen bedeckt sind.

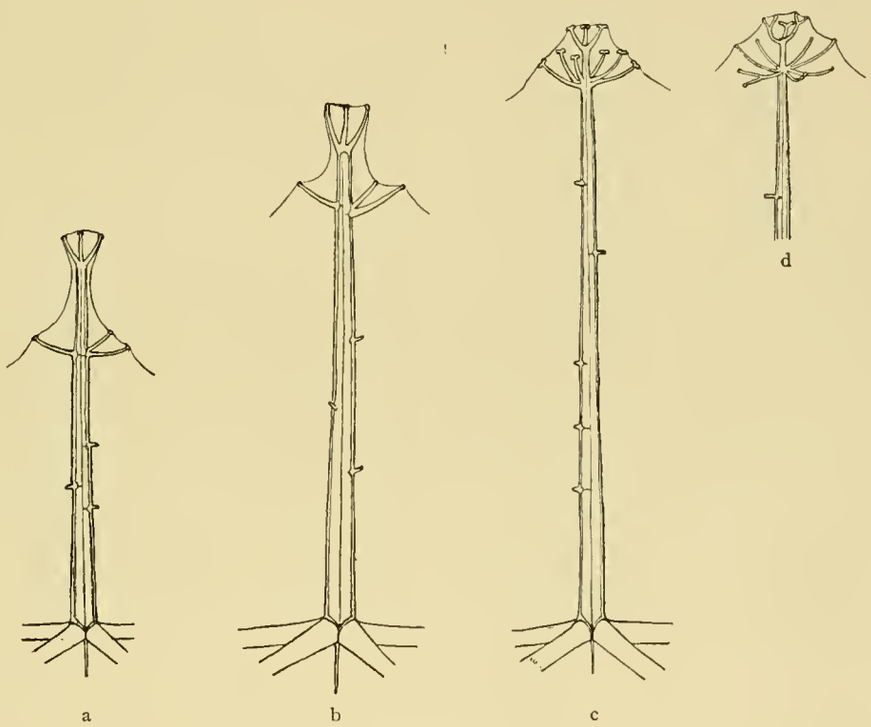


Fig. 136. Stachelvarianten von *Aulosphaera bisternaria*. a modifizierter Aehrentypus. b typische Form, beide aus warmen Meeresgebieten. c, d modifizierter Doldentypus aus der Antarktis.

Speciell zwischen dem Dolden- und Aehrentypus bestehen selbstverständlich alle möglichen Uebergänge. So kann bei Formen mit nur zwei Astquirlen, wie z. B. bei *Aulosphaera bisternaria* (Textfig. 136 b), bald ein modifizierter Doldentypus (Textfig. 136 c—d), bald ein Aehrentypus einfacherer Art (Textfig. 136 a) zu stande kommen, je nachdem der subterminale Astquirl dicht unter den terminalen heranrückt oder weit von ihm abliegt und je nachdem eine starke Vermehrung der Aeste oder eine Reduktion der Astzahl eintritt. Auch können innerhalb solcher Gruppen, bei denen die Stacheln den Doldentypus in regelmäßiger und besonders ausgeprägter Weise zeigen, auf Grund eines vielleicht sekundären Entwickelungsganges Bildungen zu stande kommen, welche in funktioneller Hinsicht dem Aehrentypus gleichwertig sind. Dies ist z. B. bei der Aulacanthidengattung *Aulographonium* der Fall, innerhalb welcher einige Arten,

z. B. *Aulographonium antarcticum* (Textfig. 137), den Doldentypus in geradezu excessiver Weise entwickelt haben, während bei anderen, z. B. *Aul. mediterraneum* (Textfig. 138), die Dolde auf einen centralen und einige wenige (meist nur vier) seitliche Aeste beschränkt ist und so eine Annäherung an den Aehrentypus erfährt. Durch die starke Verlängerung des centralen Astes und die dadurch bewirkte fingerförmige Vortreibung des Weichkörpers wird offenbar auch hier eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung herbeigeführt. Auch in der Gattung *Aulospathis* finden sich neben zweietagigen Dolden oder Trugdolden (*Aulosp. triodon*. Taf. VII, Fig. 78, 79) und echten Aehren (*Aulosp. aulodendroides,* Fig. 71) Stachelstrukturen, welche genau derjenigen von *Aulographonium mediterraneum* entsprechen (*Aulosp. monodon*, Fig. 80).

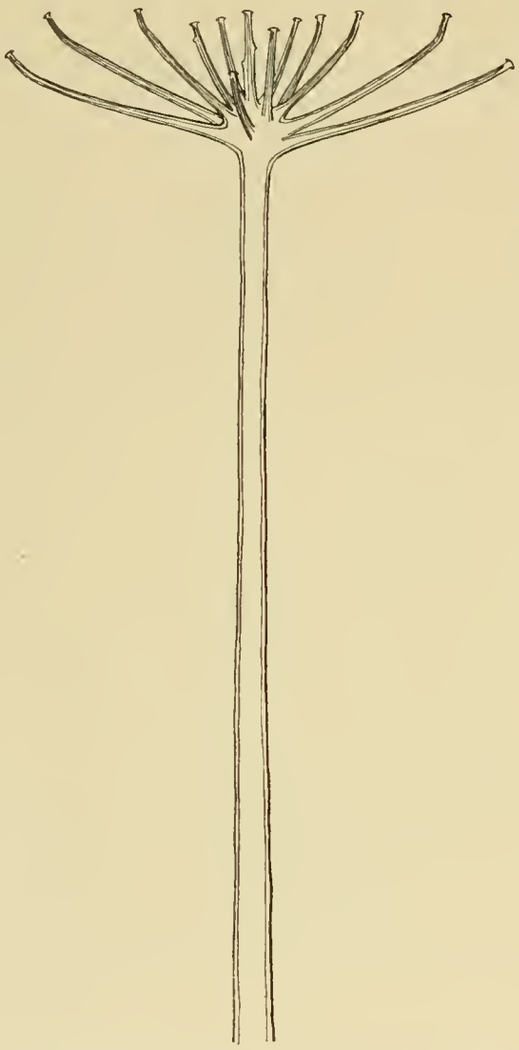


Fig. 137. *Aulographonium antarcticum* n. sp. Excessiver Doldentypus.

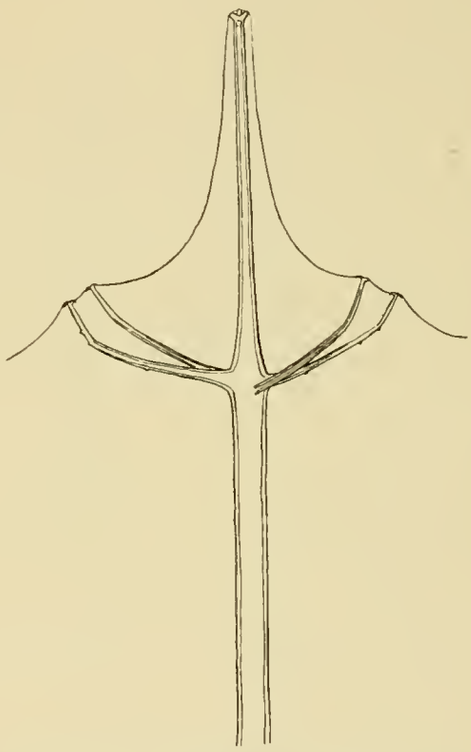


Fig. 138. *Aulographonium mediterraneum* var. Annäherung an den Aehrentypus.

Den bisher besprochenen Verzweigungsformen steht eine weitere Modifikation der Radialstacheln gegenüber, die als Griffeltypus unterschieden werden mag. Die radiären Skelettelemente schlagen in diesem Falle eine verschieden mächtige Entwickelung ein, und zwar wachsen wenigstens einige von ihnen zu langgestreckten, mit Anhängen verschiedener Art ausgestatteten Apophysen aus, welche in erster Linie die Bedeutung von Schwebeapparaten haben dürften (die „Füße" der Tuscaroriden, die „styles" oder „Griffel' der Cölographiden). Bei denjenigen Familien, welche bisher hauptsächlich unseren Gegenstand gebildet haben, bei den Aulacanthiden, Aulosphäriden

und Sagosphäriden, ist diese Entwickelungsrichtung nirgends eingeschlagen worden, höchstens kann angeführt werden, daß einige ei- oder birnförmige Aulosphäriden an den beiden Polen und an den Seitenwandungen eine ungleich starke Entfaltung der Radialstacheln aufweisen, ohne daß jedoch eine Verringerung ihrer Zahl und ein excessives Hervortreten einzelner Elemente wahrzunehmen wäre (vergl. Taf. XI, Fig. 110, 111). Dagegen zeigen die drei Gruppen der Phäocalpien, Phäogromien und Phäodendrien das Gemeinsame, daß mit zunehmender Entfernung vom einfachen, vielstrahligen Grundtypus eine immer weiter gehende Differenzierung einzelner radiärer Skelettelemente und damit eine immer vollkommnere Ausbildung des Schwebeapparates hervortritt.

Was zunächst die Phäocalpien (Castanelliden, Circoporiden, Tuscaroriden) anbelangt, so wird die Entwickelung des Griffeltypus schon bei den vielstrahligen Castanelliden und Circoporiden vorbereitet. Am Anfang der Differenzierungsreihe, welche im übrigen in der Radiolariengruppe der Sphärellarien eine vollkommene Parallele findet, stehen solche Arten, deren kugelige oder der Eiform sich nähernde Gitterschale von einem dichten Mantel gleich langer und mäßig stark entwickelter Radialstacheln, sogenannter Nebendornen, bedeckt ist, von denen sich je einer in jedem Knotenpunkte des Gitterwerkes erhebt. Diese Formen, welche großenteils zur Gattung *Castanella* (Taf. XXXIV, Fig. 260—262) gehören, finden in den Sphärellariengattung *Acanthosphaera* ihr getreues Gegenstück (Taf. LXXXIII, Fig. 574). Mehr und mehr macht sich dann eine Differenzierung zwischen Hauptstacheln und Nebendornen bemerklich, ein Verhalten, welches die Gattungen *Castanissa* (Taf. XXXV, Fig. 267) und *Haeckeliana* (Taf. XX, Fig. 176, 177) und auf der anderen Seite die Sphärellariengattungen *Hexacontium* und *Heliodiscus* (Taf. LXXXIII, Fig. 576 und 580) zeigen. Wie dies gut konservierte Exemplare des „Valdivia"-Materials erkennen lassen, sind auch bei den Castanelliden (und wohl auch bei den Haeckelianen und Sphärellarien) die Radialstacheln in ihrer ganzen Länge vom Calymma eingeschlossen, und von ihren Spitzen wird die extrakalymmale Sarkodehaut baldachinartig getragen (Taf. XXXVI, Fig. 274). Zweifellos können auch bei diesen Formen Volumschwankungen eintreten und demgemäß facettenartige Einbuchtungen der Außenhaut gebildet werden, aber zu einer besonders wirksamen Oberflächenvergrößerung dürfte es wohl in allen diesen Fällen noch nicht kommen.

Während zunächst die Zahl der Hauptstacheln keine begrenzte ist und z. B. bei den Haeckelianen bis zu 55, bei der Gattung *Circostephanus* bis zu 40 betragen kann, wird sie bei anderen Phäocalpien, ähnlich wie bei den Sphärellarien, aus statischen Gründen und im Interesse der Materialersparnis mehr und mehr reduziert und gleichzeitig in bestimmter Weise normiert. Da nämlich nicht bloß die Anforderungen des statischen Gleichgewichtes, sondern auch die Funktion der Radialstacheln als Stützen und Druckfänger eine gleichmäßige Verteilung dieser Gebilde auf der zunächst kugeligen Schalenoberfläche bedingen, und da aus geometrischen Gründen eine solche Verteilung nur bei ganz bestimmten Zahlen möglich ist, so ist es eine natürliche Sache, daß schon bei mehreren Castanelliden (einzelne Exemplare von *Castanidium sol,* Taf. XXXVI, Fig. 273, und *C. Moseleyi circoporoides*, Taf. XXXIX, Fig. 293) die Zahl der Radialstacheln zunächst auf zwanzig, dann aber weiterhin, bei den höher differenzierten Circoporiden, auf zwölf und sechs fixiert wird (Taf. XXI, Fig. 179, 178; Taf. XX, Fig. 171—173). Die Schalen erhalten dann mehr und mehr die Form der verschiedenen regulären Polyëder.

Es läßt sich durch einen einfachen Versuch, auf welchen mich ein junger Maschineningenieur, Herr stud. R. KRAUSS, hingewiesen hat, zeigen, daß thatsächlich sternförmigen Körpern, deren Strahlen den Achsen von regulären Polyëdern entsprechen, in hohem Maße das Vermögen zukommt, einen einseitig wirkenden Druck auszuhalten und auszugleichen. Wenn man aus einer weichen, plastischen Masse, z. B. aus Brotteig, eine Kugel anfertigt, so wird diese, wenn sie gegen einen festen Gegenstand geworfen wird, eine Abplattung erfahren. Wenn man aber z. B. einen regelmäßig sechsstrahligen Körper aus der nämlichen Substanz mit aller Gewalt gegen den Boden schleudert, so wird er keine Abplattung oder sonstige Deformation aufweisen (1906b, S. 37).

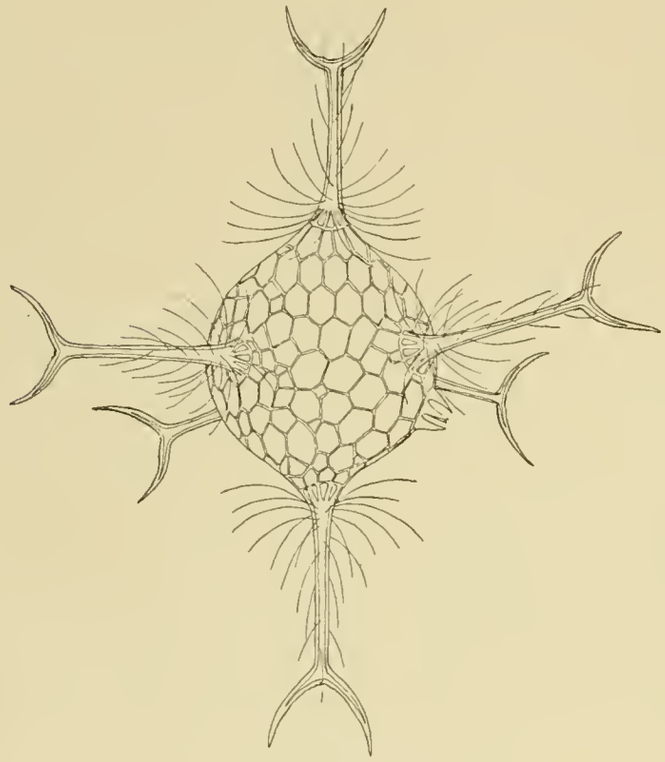


Fig. 139. *Circospathis sexfurca.*

Indem nun eine immer geringere Menge von Radialstacheln die stützende Funktion auf sich konzentriert, werden die Anforderungen an ihre Druckfestigkeit immer größere, und so sehen wir, wie sich die Schalenwandung im Umkreis der Radialstacheln mehr und mehr zu pyramidenförmigen Stachelsockeln auszieht, welche die nämliche Funktion als „Druckverteiler" besitzen, wie die Pyramiden und Zeltbildungen vieler Aulosphäriden und Sagosphäriden (vergl. *Castanidium Moseleyi,* S. 499, Textfig. 127). Die Aehnlichkeit der allgemeinen Strukturverhältnisse mit denjenigen der Aulosphäriden und Sagosphäriden wird aber dadurch noch größer, daß schon bei einigen Castanelliden (Taf. XXXV, Fig. 271 u. a.), insbesondere aber bei der Mehrzahl der Circoporiden (Taf. XX und XXI, sowie Textfig. 139) die Radialstacheln mit gabel- oder doldenförmigen Terminalbildungen ausgestattet werden. Wie die radiären Skelettelemente beispielsweise der *Auloscena*-Arten, so gliedern sich also auch hier die Radialstacheln in eine druckfangende Krone, einen druckleitenden Schaft und einen druckverteilenden Sockel.

Im bisherigen Entwickelungsgange geht mit der zunehmenden Differenzierung der Radialstacheln nur insofern eine Erhöhung des Schwebevermögens Hand in Hand, als augenscheinlich durch Verlängerung und Verstärkung der radiären Skelettelemente eine Vergrößerung der als hydrostatischer Apparat dienenden Calymmahülle ermöglicht wird. Nur bei den sechsstrahligen *Circoporus*-Arten (Taf. XX, Fig. 171—174; Textfig. 139) wird wahrscheinlich auch der ganze Weichkörper in sechs Fortsätze ausgezogen, so daß hier auch auf dem Wege der Oberflächenvergrößerung und der Vermehrung des Formwiderstandes die Schwebefähigkeit gesteigert wird.

Was bei den Circoporiden erst angebahnt ist, das ist bei der nahestehenden Gruppe der Tuscaroriden zur höchsten Vollendung gelangt. Die geringe Zahl, die ganze Struktur und vor

allem die außerordentliche Länge der Radialstacheln — bei *Tuscarantha Luciae* (Taf. XXVII, Fig. 207) sind sie mindestens 0,6, bei *Tuscaretta tubulosa* (Taf. XXIII, Fig. 181) mindestens 1,2 cm lang! — lassen es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Zwischenräume zwischen den Radialstacheln nicht vollständig von Weichkörpermassen ausgefüllt sind, wie z. B. bei den Aulacanthiden oder Castanelliden, daß vielmehr die Stacheln nur von einem verhältnismäßig dünnen Sarkode- und Gallerteüberzug bedeckt sind und zusammen mit dem letzteren lange, frei ins Medium ragende, die Schwebefähigkeit erhöhende Apophysen bilden (Taf. XXII, Fig. 180).

In der That wurden auch in einzelnen Fällen Radialstacheln gefunden, welche von einer zarten, körnchenführenden Plasmascheide umgeben waren. Wenn dies nicht öfters der Fall gewesen ist, wenn vielmehr in der Mehrzahl der Fälle die Tuscarorenstacheln vollkommen nackt erscheinen, so hängt dies offenbar damit zusammen, daß die im Netz erbeuteten Tuscaroren, ähnlich den zartplasmatischen Aulosphäriden und Sagosphäriden, infolge der enormen Druckveränderungen und wohl auch infolge der mechanischen Insulte, denen sie beim Heraufziehen ausgesetzt sind, den größten Teil ihrer Weichkörperteile und damit auch die Stachelhüllen einbüßen.

Wenn nach dem Bisherigen den Radialstacheln der Tuscaroriden in erster Linie die Bedeutung von Schwebeapparaten zukommt, so haben sie sicherlich daneben auch die Aufgabe von Fangorganen übernommen. Die gelblichen Körnchen, welche innerhalb der Plasmascheiden auftreten, sind offenbar nichts anderes als Nahrungskörper pflanzlicher Abkunft (Algensporen oder Detritus), welche durch die Radialstacheln, mit oder ohne Hilfe von Pseudopodien, festgehalten worden sind und durch die in den Weichkörperscheiden cirkulierende Plasmaströmung dem Innenraum der Schale und dem Phäodium zugeführt werden.

Auch sonst können den Radialstacheln der Tuscaroren allerhand Nebenfunktionen zufallen. So halten die Oralstacheln von *Tuscarilla nationalis* zwischen ihren basalen Abschnitten eine Membran oder Sarkodefalte ausgespannt (Taf. XXII, Fig. 180), welche wohl nach Art einer Spannhaut oder eines Fallschirmes dazu beiträgt, das Schwebevermögen zu erhöhen. Ferner haben bei den koloniebildenden Formen die Seitenäste der Radialstacheln, welche sonst als kurze Dornen ausgebildet sind und offenbar den Plasmascheiden einen besseren Halt gewähren sollen, an den Basalteilen der Aboralstacheln die Gestalt von Häkchen und dienen dazu, die Einzelgehäuse in der gemeinsamen Gitterschale locker zu verankern (Taf. XXIII, Fig. 181).

Analoge Verhältnisse, wie die Tuscaroren, zeigen die größeren, hochspecialisierten Phäodendrien und Phäogromien, bei welchen auf Grund eines ähnlichen Differenzierungsprozesses, wie wir ihn bei den Phäocalpien im einzelnen verfolgt haben, mächtige, mit Büscheln von Ankerfädchen reich besetzte „Griffel“ zur Ausbildung gelangt sind (S. 482, Textfig. 103). Bei Betrachtung dieser Gebilde wird man zunächst geneigt sein, die Ansicht von Haeckel und Dreyer für richtig zu halten, wonach die Griffel in erster Linie die Aufgabe von Fangorganen haben und insbesondere den Ankerfädchen eine wichtige Rolle beim Festhalten der Nahrungskörper zukommt. Indessen hat schon Bütschli, wie bereits erwähnt wurde, gezeigt, daß bei der Gattung *Coelothamnus* das ganze Skelett, einschließlich der Terminalkronen und der Seitenbäumchen der Griffel, von der Gallerte und somit auch von der extrakalymmalen Sarkodehaut eingeschlossen ist, und ich selbst habe im „Valdivia“-Material zahlreiche

Hinweise darauf gefunden, daß die Beobachtung BÜTSCHLI's auch für die übrigen, mit langgestreckten Apophysen versehenen Phäodendrien Gültigkeit hat, daß also die Vermutung HAECKEL's nicht das Richtige trifft, wonach bei den Cölographiden die Terminalkronen und die „anchor pencils" über die Oberfläche des Calymmas hervorragen. Es sei hier insbesondere auf die Abbildungen von *Coelographis* (s. oben Textfig. 124; Taf. LXVII, Fig. 503), *Coelodiceras* (Taf. LXIV, Fig. 493) und *Coelanthemum* (Taf. LXVIII, Fig. 507) hingewiesen, welche sämtlich nach Exemplaren mit teilweise erhaltener extrakalymmaler Sarkodehaut angefertigt sind und erkennen lassen, daß die Ankerfädchen vollständig in die Weichkörperteile eingeschlossen sind, also nicht die Bedeutung von Fangapparaten haben können. Wenn aber letzteres nicht der Fall ist, so wird man sagen dürfen, daß auch bei diesen hochspezialisierten Phäodendrien die Griffel selber mit den von ihnen gestützten Weichkörperausstülpungen in erster Linie dazu dienen, die Oberfläche und damit den Formwiderstand zu vergrößern. Angesichts der bedeutenden Länge dieser Ausstülpungen — bei *Coelothyrsus cypripedium* (Taf. LXV, Fig. 494) sind die Griffel mindestens 7 mm lang — dürfte ihnen eine sehr beträchtliche Wirkung zuzuschreiben sein.

Was für die mit Griffeln ausgestatteten Phäodendrien anzunehmen ist, dürfte auch für jene Gruppe von wunderbar organisierten Tiefsee-Organismen Geltung haben, welche von ihren vermutlichen Stammformen, den einfacher gebauten Medusettiden, so weit abweichen, daß man für sie, nach dem Vorschlag BORGERT's, eine ganze Anzahl neuer Familien aufstellen könnte, nämlich die Gazelletten (Taf. LVI, Fig. 454), Planktonetten (Taf. LV, Fig. 446) und Atlanticellen (Taf. LX, Fig. 461). Speciell bei den zwei erstgenannten Gruppen sind die Radialstacheln in ganz ähnlicher Weise, wie die „Griffel" der Cölotholinen und Cölothyrsinen, mit Terminalkronen und mit Büscheln von Ankerfädchen ausgestattet, und wenn auch bei keinem meiner Exemplare der ganze Weichkörper erhalten war, so halte ich es doch nicht für zweifelhaft, daß auch bei diesen Formen die radialen Skelettelemente samt ihren terminalen und seitlichen Anhängen in futteralartigen Ausstülpungen des extrakapsulären Weichkörpers stecken (vergl. die Rekonstruktion in Textfig. 140). So wenig wie bei den Cannosphären und bei den Phäodendrien werden also hier die Ankerfädchen den heranschwimmenden Nahrungspartikelchen gewissermaßen entgegengestreckt, vielmehr handelt es sich offenbar bei den Radialstacheln und ihren Anhängen in erster Linie um einen Stützapparat für die der Oberflächenvergrößerung dienenden Weichkörperausstülpungen.

Wenn also auch die „Griffel" der Phäogromien und Phäodendrien nicht mittelst ihrer Ankerfädchen die Aufgabe von Fangapparaten erfüllen, so ist es doch natürlich, daß auch bei diesen Formen durch die bedeutende Vergrößerung der Weichkörperoberfläche, wie sie durch die Einrichtung von Schwebeapparaten bedingt ist, die Nahrungsaufnahme erleichtert wird. So spielen denn auch die Griffel, trotz der andersartigen Bedeutung der Ankerfädchen, gleichzeitig die Rolle von Fangorganen, sei es, daß von ihnen besonders starke und besonders weitreichende Pseudopodien ausstrahlen, oder daß sie einfach dazu dienen, nach Art von Leimruten, den von den Oberflächenschichten herabsinkenden Detritus festzuhalten.

Es sei hier zum Schluß noch eine besondere Differenzierung von *Planctonetta* erwähnt, welche ebenfalls in die Kategorie der (unveränderlichen) Schwebeapparate zu rechnen ist, nämlich die von FOWLER entdeckte und als Floß bezeichnete ellipsoidische Blase, welche mit ihrer kieseligen Wandung wahrscheinlich einen sehr dünnflüssigen, gallertigen Inhalt einschließt

und durch regelmäßig angeordnete Stützfäden teils mit der Schale, teils mit dem intraphäodialen Stützskelett verbunden ist (Textfig. 140 *f*).

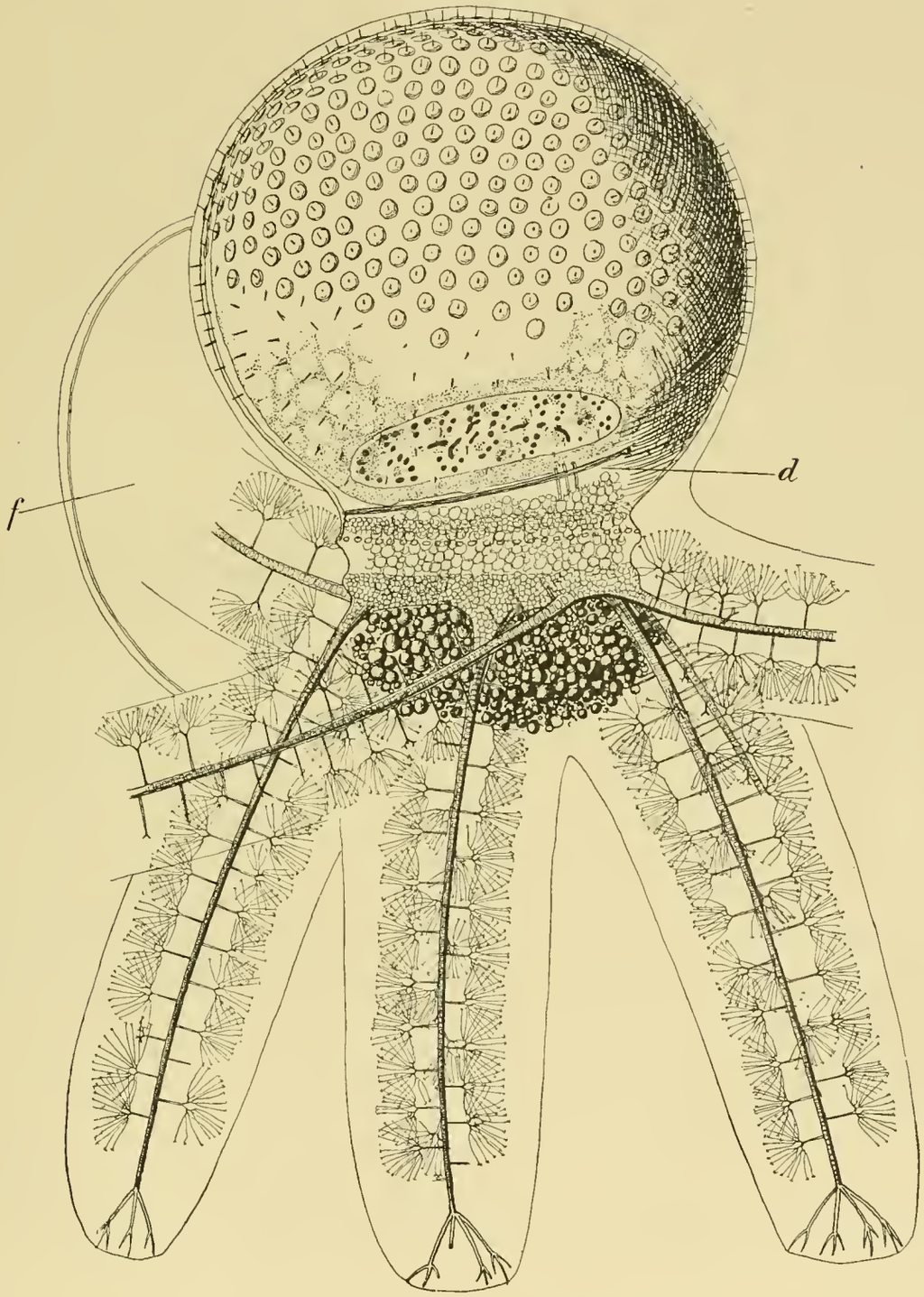


Fig. 140. *Planktoniella atlantica*. *d* Diaphragma. *f* Floß.

Sink- und Steigapparate.

a) Die Alveolen als Schwebeeinrichtungen.

Wie aus den Untersuchungen früherer Autoren und insbesondere BRANDT's (1897) hervorgeht, schweben speciell die Thalassicollen und die koloniebildenden Polycyttarien in der Weise, daß sie ihr specifisches Gewicht dem Meerwasser gleich machen. Da nun aber die Sarkodeteile schwerer als das Meerwasser sind, so muß ihr Gewicht durch andere Substanzen kompensiert werden, welche specifisch leichter als das letztere sind. Als solche Substanzen können nur die Gallerte und die als „Vakuolen" oder „Alveolen" bezeichneten Flüssigkeitstropfen in Betracht kommen. Was die Gallerte anbelangt, so ist diese nach den Untersuchungen BRANDT's sicher leichter als der Plasmakörper und, wenigstens bei jugendlichen Kolonien, auch noch leichter als das Seewasser, in anderen Fällen, so nach VERWORN bei *Thalassicolla*, ist sie jedoch schwerer als das Seewasser und dürfte also nicht das ganze, sondern nur einen Teil des Körpergewichtes kompensieren. Die Flüssigkeitstropfen dagegen sind wohl immer specifisch leichter als das Meerwasser und besitzen daher in erster Linie die Funktion eines Schwebeapparates. Nach BRANDT handelt es sich stets um Tropfen einer gallertigen Flüssigkeit, welche nicht von einer Membran umgeben und demnach nicht als Alveolen, sondern als echte Vakuolen im Sinne der älteren Autoren zu bezeichnen sind. Das geringe specifische Gewicht dieser Flüssigkeitstropfen beruht darauf, daß ein Teil der Seesalze durch Atmungskohlensäure ersetzt ist.

In terminologischer Hinsicht sei gleich hier hinzugefügt, daß die Unterscheidung zwischen membranumhüllten Alveolen und nackten Vakuolen infolge der Schwierigkeit der mikrohistologischen Untersuchung selbstverständlich nicht immer durchführbar ist und thatsächlich auch von den meisten neueren Autoren nicht festgehalten wird [1]). Ich selbst habe im Systematischen Teil dieser Arbeit die Gallerttröpfchen der intrakapsulären Sarkode der Tripyleen meist mit dem veralteten und im ganzen wenig sinnentsprechenden Namen „Vakuolen" bezeichnet und später bei der Beschreibung der großen Collodarien *(Thalassoxanthium, Thalassothamnus, Oroscena)* den mir zweckmäßiger erscheinenden Ausdruck „Alveolen" angewandt, ohne jedoch damit irgend einen Gegensatz aufstellen zu wollen. Es mag also ganz dahingestellt bleiben, ob die Sarkode um die Flüssigkeitströpfchen herum membranartig verdichtet ist, wie dies sicherlich für eine besondere Gruppe von Gallerttropfen, nämlich für die „häutigen Stachelanlagen" der Aulacanthiden und Aulosphäriden gilt (siehe III. Abschnitt), oder ob sie vollkommen nackt im Weichkörper liegen.

Wie bei den Collodarien und Polycyttarien, so dürften auch bei den Tripyleen die Gallerte und Alveolen die Bedeutung eines Schwebeapparates haben. Bei den meisten tiefenbewohnenden Formen ist allerdings über die Beschaffenheit und das gegenseitige Verhältnis der Gallerte und der extrakapsulären Alveolen nichts bekannt, dagegen sind speciell die intrakapsulären Alveolen auch im konservierten Material stets gut erhalten.

---

1) Auch in der Anatomie werden unter Alveolen bald mehr die Hohlräume allein (Alveolen der Zähne), bald die Hohlräume samt dem sie auskleidenden Epithel (Alveolen der Lungen) verstanden.

In einigen Fällen nun, z. B. bei den Planktonetten (Taf. LVII, Fig. 455; Textfig. 140), Nationaletten (Taf. LIV, Fig. 443) und Atlanticellen (Syst. Teil, S. 297, Textfig. 38), verschmelzen die intrakapsulären Alveolen auf der Parapylenseite der Centralkapsel zu einer mächtigen Gallertmasse, durch welche die Centralkapsel zu einer großen, dünnwandigen Blase aufgebläht wird. Wenn nun auch natürlich am toten Material ein strenger Beweis nicht geliefert werden kann, so dürfte es doch angesichts mancher naheliegender Parallelen und im Hinblick auf die zunehmende Reduktion, welche die sonst als Schwebeapparate dienenden Radialstacheln innerhalb obiger Formenreihe erfahren, kaum einem Zweifel unterliegen, daß in diesen Fällen die Centralkapsel selber, dank der mächtigen Entfaltung der specifisch leichten Alveolarsubstanz, die Funktion eines Schwebeapparates übernommen hat. Das Gleiche gilt wohl auch für die Astracanthiden (S. 495, Textfig. 122), bei welchen die Centralkapsel im Rücken des Kernes von einer großen, linsenförmigen Alveole ausgefüllt ist.

Wenn nun aber in diesen extremen Fällen die Ansammlungen von Alveolarsubstanz innerhalb der Centralkapsel als eine die Schwebfähigkeit erhöhende Einrichtung aufgefaßt werden müssen, so ist es sehr naheliegend, auch den zahlreichen, meist sehr großen und dicht gedrängten Alveolen, welche sich bei der Mehrzahl der Tripyleen innerhalb der intrakapsulären Sarkode vorfinden, die nämliche Aufgabe, wenn auch vielleicht in etwas geringerem Maße, zuzuschreiben. So bin ich denn zu der Auffassung gelangt, daß die intrakapsulären Alveolen der Tripyleen die Bedeutung haben, das specifische Gewicht der Centralkapsel und des ganzen Tieres überhaupt zu vermindern, und daß vielleicht die Nebenöffnungen der Centralkapsel, die Parapylen, über deren Funktion meines Wissens noch keine bestimmte Ansicht geäußert worden ist, die zeitweise Entleerung dieser Alveolen oder wenigstens bestimmter Substanzen derselben ermöglichen.

Aus der Annahme, daß die Centralkapsel dank dem Vorhandensein der intrakapsulären Alveolen ein verhältnismäßig geringeres Gewicht besitzt, als reine Sarkode, ist die weitere Folgerung abzuleiten, daß sie insbesondere leichter als der phäodiale Teil des Weichkörpers ist, dessen Inhalt ja großenteils aus leeren Diatomeenschalen und anderen Sinkstoffen besteht, und so kam ich denn zu bestimmten Vorstellungen bezüglich der räumlichen Orientierung derjenigen Formen, bei welchen die Centralkapseln einseitig innerhalb einer großenteils geschlossenen Schale gelegen sind, vor allem der Tuscaroren (Taf. XXII, Fig. 180), der Challengeriden (Taf. LI, Fig. 419) und Conchariden (Taf. LXI, Fig. 474). In teilweisem Gegensatz zu der von Haeckel, Borgert u. a. angenommenen Orientierung bin ich der Meinung, daß die durch ihre Alveolarsubstanz erleichterten Centralkapseln im allgemeinen oben, dagegen der durch den Algen- und Diatomeendetritus erschwerte phäodiale Teil und die diesem vorgelagerte Schalenöffnung (das Pylom) unten liegen, eine Auffassung, welche in manchen Strukturverhältnissen des Skelettes eine Stütze finden würde. Es möge hier bezüglich der Einzelheiten auf den Systematischen Abschnitt hingewiesen werden (S. 188, 248, 319).

Wie bereits im vorigen Kapitel gezeigt worden ist, wird das durch die Leichtigkeit des Gallertmantels und der Alveolensubstanz bewirkte Schwebvermögen bei vielen Formen durch eine Anzahl von besonderen Skelettstrukturen gesteigert. Das Skelett trägt also in diesen Fällen selber dazu bei, die Wirkung des vermehrten Uebergewichtes, welches der Körper eben durch die Entfaltung von Skelettsubstanz erhält, einigermaßen wieder auszugleichen.

b) Die Alveolen als Sink- und Steigapparate.

Die hydrostatischen Einrichtungen der Radiolarien bewirken, soweit sie bisher besprochen worden sind, ein Schweben des Körpers in einer bestimmten Wasserschicht. Nun kommt aber vermutlich allen Radiolarien[1]) die Fähigkeit einer vertikalen Ortsbewegung zu, und zwar beruht dieses Vermögen, wie vor allem BRANDT nachgewiesen hat, speciell bei den Collodarien und Polycyttarien auf einer Regulierbarkeit des hydrostatischen Apparates. „Mit äußerst geringem Aufwande an Kraft und Stoff", sagt BRANDT, „kann das Tier leicht eine Vergrößerung bezw. Verringerung seines specifischen Gewichtes herbeiführen. In den meisten Fällen wird ein Untersinken durch Entleerung einiger, vieler oder sämtlicher Vakuolen bewirkt, ein Wiederaufsteigen durch Herstellung des früheren Zustandes, d. h. durch Sekretion neuer Vakuolenflüssigkeit. Das Schwinden von Vakuolen bedingt eine Vermehrung, die Neubildung solcher Flüssigkeitsansammlungen eine Verminderung des specifischen Gewichtes. Das Untersinken geschieht unter natürlichen Verhältnissen auf Grund äußerer Reize (mechanischer bezw. thermischer), während die Herstellung des früheren Schwebeapparates und darauf das Wiederaufsteigen nach dem Aufhören des betreffenden Reizes erfolgt."

Ueber die erste Entstehung und Zusammensetzung der Alveolen, über die Frage, ob auch der andere Bestandteil des hydrostatischen Apparates, die Gallerte, bei der vertikalen Ortsbewegung Veränderungen eingeht, und über andere Einzelheiten verwandter Art ist zur Zeit nur wenig bekannt. Vor allem wissen wir noch nicht, inwieweit wir die Ergebnisse BRANDT's auch auf andere Radiolarien und speciell auf die Tripyleen übertragen dürfen, ob also auch bei diesen das Sinken und Steigen auf einer Volumverringerung bezw. Vermehrung der Alveolarsubstanz beruht. Zunächst stehen jedenfalls einer einfachen Uebertragung große Schwierigkeiten im Wege, insofern ja, wie ein Blick auf Textfig. 131 (S. 501) ohne weiteres zeigt, bei Formen mit strahlig angeordneten Radialstacheln jede Volumverminderung der Alveolen und damit des Weichkörpers mit einer Oberflächenvergrößerung des letzteren Hand in Hand geht. Es würden also dann zwei Faktoren einander entgegenwirken, nämlich einer, der die Senkung, und einer, der die Hebung oder wenigstens eine Erhöhung des Schwebevermögens herbeiführt, und Entsprechendes würde eintreten bei einer Volumvergrößerung und der damit verbundenen Glättung der Weichkörperoberfläche.

Wie diese Widersprüche zu erklären sind, ist zur Zeit nicht zu übersehen, und man wird höchstens vermuten dürfen, daß sich vielleicht die einzelnen Radiolariengruppen verschieden verhalten, indem von den beiden in Betracht kommenden Faktoren bald die durch Volumschwankungen bedingte Gewichtsveränderung, bald die Vermehrung und Verminderung des Formwiderstandes eine größere Rolle spielen kann (vergl. 1904 a, S. 618). Auf jeden Fall steht hier, wie schon BRANDT hervorhebt, der Forschung, insbesondere der chemischen und physikalischen Untersuchung noch ein weites Feld offen.

c) Accessorische Steig- und Sinkapparate.

Wenn nun auch speciell bei den Tripyleen über den aktiven Steig- und Sinkapparat keine bestimmten Aussagen gemacht werden können, so weist doch eine Reihe von

1) Ueber vertikale Wanderungen der Acanthometriden vergl. VANHÖFFEN (1897).

Umständen mit Bestimmtheit darauf hin, daß auch die Tripyleen vertikale Wanderungen, und zwar vermutlich in regelmäßiger Weise, ausführen. Ich erinnere nur an ihre Abhängigkeit vom Phytoplankton (s. II. Abschnitt), an ihr wechselndes Auftreten in den Oberflächenschichten des Mittelmeeres (Lobianco, Lohmann), an das scheinbar ausschließliche Vorkommen der Fortpflanzungsstadien der Challengeriden in tieferen Meeresschichten (Syst. Teil, S. 251). Bestehen aber solche vertikale Ortsbewegungen wirklich, so werden ohne weiteres zahlreiche Strukturverhältnisse verständlich, welche sonst nicht gedeutet werden könnten, die aber sofort eine einfache Erklärung finden, wenn man sie zur Vertikalbewegung in Beziehung bringt. Man wird also in diesen Fällen von accessorischen Steig- und Sinkapparaten sprechen dürfen.

Eine ganze Anzahl von Challengeriden besitzt eine der Hauptsache nach linsenförmige Schale, und zwar ist diese im lebenden Zustand zweifellos so orientiert, daß die Aequatorebene der Linse in die Richtung der Schwerkraft zu liegen kommt. Es geht dies mit Sicherheit daraus hervor, daß an einer Stelle des Linsenumfanges ein einseitig entwickelter Fortsatz, das Peristom, angebracht ist, welches aus statischen Gründen nur in der Richtung der Schwerkraft gelegen sein kann und damit also auch der Schale selbst jene Lage vorschreibt. Nun findet man aber, daß bei einer tiefenbewohnenden Form, *Challengeria Naresi*, der Rand der im ganzen linsenförmigen Schale sich kielförmig verjüngt (Textfig. 141) und daß bei einigen anderen Arten, z. B. *Challengeron armatum*, der Schalenrand mit einem Kranze radiär gerichteter Stacheln besetzt ist, welche zusammen mit der von ihnen getragenen Sarkodefalte ebenfalls eine Art von Kiel bilden (Textfig. 142). Ich möchte es für sehr wahrscheinlich halten, daß diese kielartigen Bildungen dazu bestimmt sind, bei vertikalen Ortsveränderungen den Wasserwiderstand besser zu überwinden, so wie ja bei vielen anderen wasserlebenden Organismen kiel- oder schiffsbugähnliche Bildungen diesem Zwecke dienen. Speciell bei *Heliochallengeron Channeri* bilden die peripheren Schalenteile einen scharf begrenzten, besonders grobwabigen Gürtel, welcher äußerlich an den Schwimmgürtel mancher Statoblasten erinnert, in funktioneller Hinsicht aber wohl als eine besonders versteifte Unterlage für die als Hauptdruckfänger dienenden Randstacheln anzusehen ist (Taf. LI, Fig. 413, 414).

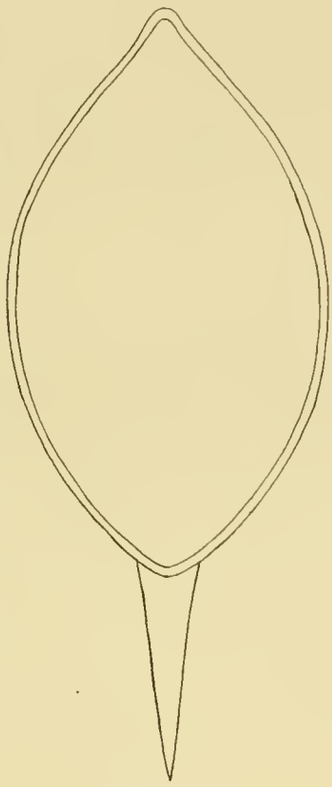


Fig. 141.

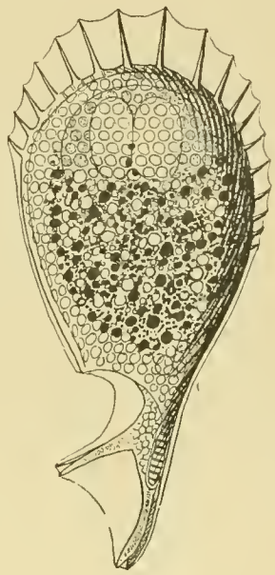


Fig. 142.

Fig. 141. *Challengeria Naresi.* Kantenansicht.

Fig. 142. *Challengeron armatum* mit Centralkapsel, Phäodium und kielförmiger Sarkodefalte.

Neben der *Challengeria Naresi* kommen in sehr großen Meerestiefen regelmäßig einige Conchariden aus der Gattung *Couchopsis* vor. Auch diese haben eine linsenförmige, am Rande

kielartig zugeschärfte Schale (Textfig. 143), und ich möchte es auch hier für wahrscheinlich halten, daß diese Kielbildung bei den vertikalen Ortsbewegungen eine wichtige Rolle spielt.

Gegen meine, schon früher (1905, S. 351 Anm.) geäußerte und im Systematischen Teil (S. 318) näher begründete Ansicht, daß speciell die linsenförmigen *Conchopsis*-Arten mindestens während der vertikalen Ortsveränderung mit ihrer Aequatorebene parallel zur Richtung der Schwerkraft eingestellt seien, hat sich, wie hier eingefügt werden soll, neuerdings BORGERT (1907, S. 227) gewandt. BORGERT glaubt, daß derartige platte Formen liegend, d. h. mit den Flächen nach oben und unten gerichtet, im Wasser schweben. Wenn nämlich wirklich ein Aufsteigen und Niedersinken in weiteren Grenzen stattfinde, so würde, wie BORGERT meint, bei der von mir angenommenen Orientierung „die geringste Verschiebung der senkrechten Achsenstellung eine seitliche Ablenkung der Bahn zur Folge haben und so immer wieder zu einer horizontalen Orientierung des flachen Körpers führen". Ferner sei anzunehmen, daß die flachen Conchariden, welche aller weiteren, als Schwebeapparate dienenden Fortsätze entbehren, diejenige Lage im Wasser einnehmen werden, bei welcher der Formwiderstand am größten sei und in der sie also am meisten vor dem Niedersinken bewahrt seien. Das sei aber ebenfalls wieder die horizontale, nicht die vertikale Stellung. Und endlich weist BORGERT darauf hin, daß flache, frei im Wasser untersinkende Körper, z. B. Geldstücke, trotz des hohen specifischen Gewichtes relativ langsam und zwar nie in rein vertikaler Lage der Kante untersinken.

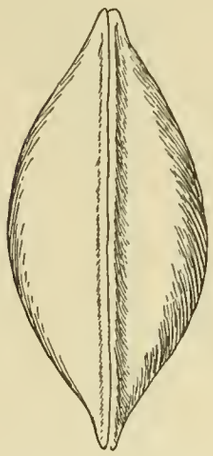


Fig. 143. *Conchopsis* sp., Kantenansicht.

Auf diese Einwände von BORGERT, insbesondere auf den ersten und dritten, ist zu erwidern, daß die Orientierung frei schwebender, lebender Organismen nicht ausschließlich durch die Körperform selber, sondern vor allem durch die Gewichtsverhältnisse der inneren Organe, insbesondere durch die Anordnung besonderer hydrostatischer Apparate bedingt ist. Es sei nur daran erinnert, daß bekanntlich ein toter Fisch auf dem Rücken oder auf der Seite, ein lebender dagegen auf dem Bauche schwimmt. Bei den Tripyleen besitzt aber wahrscheinlich die Centralkapsel die Nebenfunktion eines hydrostatischen Apparates, und angesichts der excentrischen Lage, welche sie speciell bei den Conchariden aufweist, ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die von ihr eingenommenen Teile eine relativ hohe, die das Phäodium enthaltenden Abschnitte des Körpers eine relativ tiefe Stellung einnehmen. Unterstützt wird diese Auffassung durch die außerordentliche Aehnlichkeit, welche unsere *Conchopsis*-Arten hinsichtlich der allgemeinen Körperform mit der in den gleichen Tiefen vorkommenden *Challengeria Naresi* aufweisen: bei letzterer wird aber schwerlich durch irgend welche Gründe die Ansicht erschüttert werden können, daß der einseitig mit einer Peristombildung beschwerte Schalenäquator in der Schwerkraftrichtung liegen muß, und so wird man eine entsprechende Orientierung auch für die ähnlich gebauten *Conchopsis*-Arten anzunehmen haben. Für die geschwänzten Conchariden, insbesondere für *Conchidium caudatum* (Taf. LX, Fig. 467), giebt überdies auch BORGERT zu, daß sie wahrscheinlich im Wasser so orientiert seien, daß der Schalenspalt senkrecht zu liegen komme.

(Näheres über diese Verhältnisse ist im Systematischen Teil, S. 317 ff., zu ersehen.)

Wie bei den linsenförmigen Challengeriden und Conchariden, so scheinen mir auch bei den Tripyleen mit ei-, birn- oder ballenförmiger Schalengestalt die Form- und Struktur-

verhältnisse nicht bloß durch die Anforderungen der Statik, sondern auch durch das Steig- und Sinkvermögen bedingt zu sein. Was speciell die birn- und ballonförmigen Aulosphäriden und Sagosphäriden anbelangt (Taf. XVI, Fig. 152; Textfig. 144), so ist es zunächst wohl zweifellos, daß die Hauptachse dieser Formen normalerweise mit der Richtung der Schwerkraft zusammenfällt. Ob der stumpfe oder spitze Pol oben liegt, ist nicht so leicht zu entscheiden, indessen legt schon die äußere Aehnlichkeit mit den Metatrochophoren der Polychäten und mit manchen Ctenophoren die Ansicht nahe, daß der stumpfe Pol der obere ist, und ich kann zur Stütze dieser Ansicht anführen, daß ich in Neapel wiederholt Gelegenheit hatte, größere Mengen frisch gefangener Collozoen im Aquarium zu beobachten und dabei festzustellen, daß die, allerdings in Minderzahl befindlichen birnförmigen Individuen sich auf die Dauer stets mit dem stumpfen Pole nach oben einstellen (1905, S. 353). Wie dem aber auch sei, jedenfalls sind die beiden Pole diejenigen Punkte der Gitterschale, welche während der vertikalen Ortsveränderung besonderen Druckverhältnissen ausgesetzt sind, und zwar werden beim Steigen und Sinken jeweils die vorausgehenden Pole einen größeren Druck zu überwinden haben, als die seitlichen Partien der Wandung. Wohl im Zusammenhang damit findet man nun, daß bei manchen birnförmigen Aulosphäriden *(Aulosphaera bisternaria)* die Radialstacheln des stumpfen oder auch diejenigen beider Pole beträchtlich, bis zu 1½ mal länger als die übrigen sind (Taf. XLV, Fig. 339), bei anderen, z. B. *Aulosphaera robusta* (Taf. XI, Fig. 110, 111), sind speciell die Stacheln des stumpfen Poles durch ihre pfostige, derbwandige Beschaffenheit ausgezeichnet. Als besonders instruktiv möchte ich aber die birnförmigen Individuen von *Sagenoscena irmingeriana* (Textfig. 144) betrachten, bei welchen ein sehr charakteristischer Unterschied zwischen den seitlichen und den

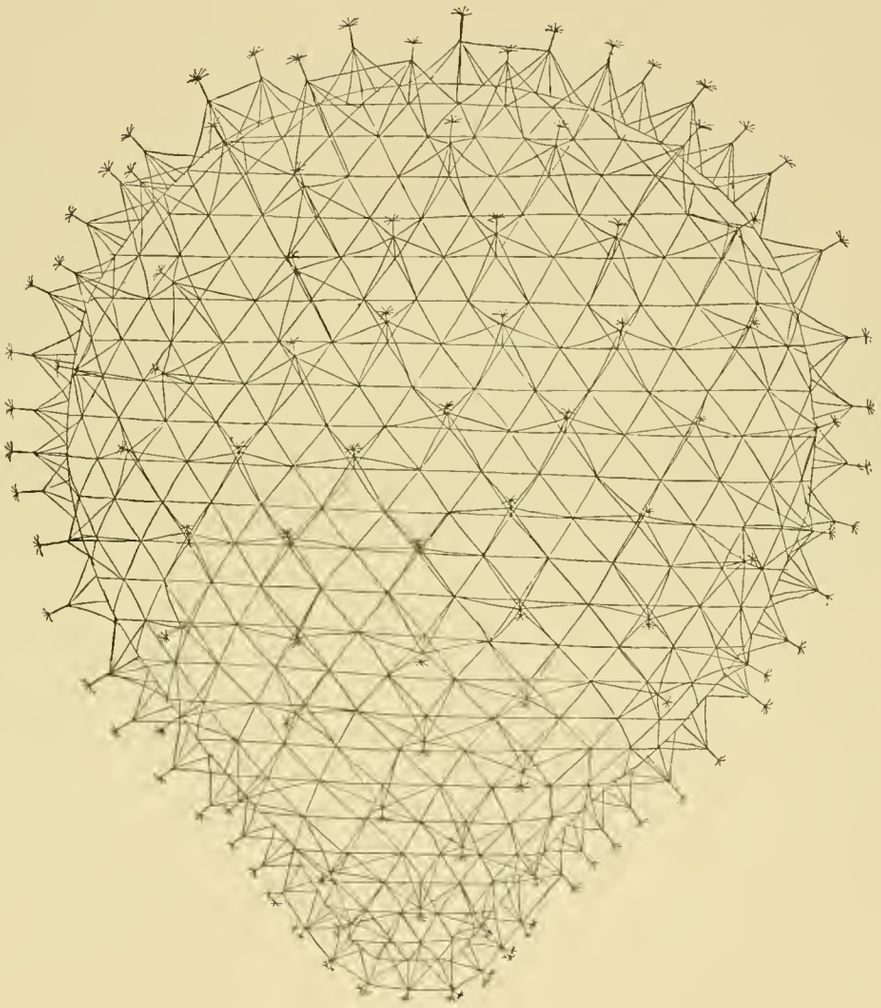


Fig. 144. *Sagenoscena irmingeriana.*

polaren Partien des Skelettes zu erkennen ist. Während nämlich in den ersteren die benachbarten Radialstacheln vollkommen frei stehen, sind sie am stumpfen Pole großenteils paarweise, manchmal auch zu dreien verkoppelt, und zwar durch tangentiale Balken, welche die Spitzen der Pyramiden miteinander verbinden (Taf. XVII, Fig. 159). Nicht selten sieht man ferner am stumpfen Pole, daß außer dem axialen Stabe der Pyramiden auch noch ein oder zwei andere Pyramidenstäbe sich über die Spitze hinaus verlängern und vollständige oder rudimentäre Kronen von Terminalästen tragen (Taf. XVIII, Fig. 161). Offenbar wird hier am stumpfen Pole, welcher bei der vertikalen Ortsbewegung und zwar wahrscheinlich beim Steigen einen stärkeren Druck auszuhalten hat, als die Seitenwandungen der Schale, durch die tangentiale Verkoppelung der Pyramidenspitzen eine Versteifung der Radialstacheln bewirkt und gleichzeitig durch die Vermehrung der Kronen die Zahl der Stützpunkte für die Sarkodehaut vergrößert. Hier wird also eine einseitige Erhöhung der Druckfestigkeit nicht nur, wie bei den kiel- und wasserbrecherähnlichen Einrichtungen anderer Formen, durch entsprechende Gestaltsveränderungen, sondern auch durch eine Modifikation der feineren Strukturen herbeigeführt. Noch ausgeprägter treten die genannten Differenzierungen am spitzen Pole der *Sagenoscena irmingeriana* hervor (Taf. XVII, Fig. 160). Hier sind sämtliche Pyramidenspitzen untereinander durch Tangentialbalken verbunden, so daß ein kompliziertes Fachwerk, ähnlich den Schalen von *Sagenoarium* (Textfig. 114) und denjenigen der koloniebildenden Tuscaroren, hergestellt wird. Dazu kommt, daß am spitzen Pole nahezu sämtliche Pyramiden mit drei, in der Regel ziemlich gleichmäßig ausgebildeten chrysanthemumähnlichen Kronen ausgestattet sind, so daß auch die Zahl der Stützpunkte für die Sarkodehaut eine wesentliche Vermehrung erfahren hat.

Schloss- und Peristombildungen.

In einem gewissen Zusammenhang mit den eben besprochenen Steig- und Sinkapparaten stehen einige Einrichtungen, welche augenscheinlich dazu dienen, eine Vergrößerung der Centralkapsel und des extrakapsulären Weichkörpers ohne wesentliche Aenderung der statischen Verhältnisse und zugleich ohne Beeinträchtigung der schützenden Funktion des Skelettes zu ermöglichen.

Was zunächst die Centralkapsel anbelangt, so läßt sich wenigstens für bestimmte Radiolariengruppen der Nachweis führen, daß sie zwischen den aufeinander folgenden Teilungsvorgängen eine sehr erhebliche Vergrößerung des Volumens erfahren kann. So besitzen die kleinsten mir vorliegenden Centralkapseln von *Oroscena regalis* einen Durchmesser von 0,28, die größten einen solchen von 1,1 mm. Es kann also bei dieser Collodarie die Centralkapsel ihr Volumen, allein während des skelettführenden Zustandes, ungefähr um das 60-fache vergrößern. Unter den Tripyleen sind namentlich bei den Tuscaroren ganz erhebliche Vergrößerungen der Centralkapseln während des vegetativen Stadiums zu beobachten (vergl. z. B. Taf. XXVII, Fig. 211—213; Taf. XXVIII, Fig. 218—220), und ebenso wachsen bei den Teilungsvorgängen der Aulacanthiden die Tochterkapseln wieder annähernd bis zur Größe der Mutterkapseln heran, wie ein Vergleich des 2-, 4- und 6-Kapselstadiums z. B. von *Aulokleptes ramosus* lehrt. Aber abgesehen von dieser kontinuierlichen Größenzunahme der Centralkapseln, wie sie zwischen zwei Teilungsakten Platz greift, möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß speciell bei den Tripyleen auch periodische

Schwankungen des Kapselvolumens vorkommen. Wenn nämlich die intrakapsulären Alveolen wirklich die Bedeutung eines hydrostatischen Apparates besitzen — worauf ja besonders ihre extreme Entwickelung bei Planktonetten, Astracanthiden u. s. w. hinweist — so darf wohl auch angenommen werden, daß sie in ähnlicher Weise, wie dies Brandt für die Alveolen der Collodarien und Polycyttarien gezeigt hat, im Zusammenhang mit den vertikalen Wanderungen eine periodische Verkleinerung und Neubildung erfahren können, und diese Schwankungen werden vermutlich auch in Volumveränderungen der Centralkapsel selber ihren Ausdruck finden.

In den meisten Fällen ist nun die Centralkapsel nicht unmittelbar von festen Skelettteilen umgeben, und es steht daher ihrer kontinuierlichen oder periodischen Vergrößerung kein Widerstand entgegen. So können sich z. B. die beiden Centralkapseln der Tuscaroren ungehindert ausdehnen, bis sie den größten Teil der Schale ausfüllen (Taf. XXVII, Fig. 213; Taf. XXVIII, Fig. 218). Indessen giebt es zahlreiche Formen, bei welchen die Centralkapsel unmittelbar vom Skelett umschlossen ist und daher nur auf Grund besonderer Einrichtungen eine Ausdehnung erfahren kann. Hierher gehören in erster Linie die Sphärellarien mit mehreren konzentrisch ineinander geschachtelten Schalen, von welchen die außerhalb der Centralkapsel gelegenen als Rindenschalen, die inneren als Markschalen bezeichnet werden. Nach allem, was mir nun über die Skelettbildung der Radiolarien überhaupt bekannt ist, und was mein Schüler, Herr H. Mast, speciell an den Astrosphäriden- der „Valdivia"-Ausbeute ermitteln konnte, werden diese verschiedenen konzentrischen Schalen wahrscheinlich nicht successive angelegt, sondern das ganze mehrschalige Skelett kommt auf einmal, und zwar in einem Stadium mit noch sehr kleiner Centralkapsel, zur Ausbildung. Es kann dann ein Wachstum der Centralkapsel in der Weise erfolgen, daß letztere, wenn sie eine der Gitterschalen erreicht hat, durch deren Poren fingerförmige Fortsätze vorschiebt, welche jenseits der Gitterschale wieder miteinander verschmelzen (vergl. R. Hertwig, 1879, S. 45). So kann successive eine Gitterschale nach der anderen in die Centralkapsel einbezogen werden. Ob allerdings dieser Vorgang bei allen mehrschaligen Sphärellarien in gleicher Weise sich abspielt, oder ob in einzelnen Fällen die durch die Poren vorgestreckten Protuberanzen dauernd isoliert bleiben, konnte bisher nicht entschieden werden.

Auch bei den Cyrtellarien und verwandten Formen findet bekanntlich ein Wachstum der Centralkapsel in der Weise statt, daß diese durch die Poren der Basalplatte hindurch schlauchförmige Loben aus der Cephalis in den thorakalen Schalenabschnitt sendet (Taf. LXXXIV, Fig. 584).

Einrichtungen anderer Art finden sich bei den Tripyleen. Von den Cölodendriden (sensu lat.) wurde bereits berichtet, daß bei ihnen die beiden, der Centralkapsel dicht anliegenden Schalenklappen mit zunehmendem Wachstum der Centralkapsel auseinanderrücken können, und zwar in der Richtung der die beiden Galeae verbindenden Apicalachse (S. 497, Textfig. 124). Wenn nun wirklich, wie angenommen wurde, die Centralkapsel nicht bloß ein kontinuierliches Wachstum, sondern im Zusammenhang mit den Vertikalbewegungen auch periodische Größenzu- und -abnahmen aufweist, so werden vermutlich die Schalenklappen diesen Größenschwankungen regelmäßig folgen und, wenigstens am aboralen Pole, sich vorübergehend vollständig schließen können. Auf diese Möglichkeit deuten wenigstens die Zähnchen hin, welche sich bei zahlreichen Formen an der aboralen Seite der Schalenklappen vorfinden (Textfig. 124).

Ein Verschluß- und Oeffnungsmechanismus von noch komplizierterer Form, dessen Ausbildung ebenfalls mit den Volumschwankungen der Centralkapsel und demnach wohl auch mit

den Sink- und Steigbewegungen im Zusammenhang stehen dürfte, wird nach meiner Ansicht durch das Diaphragma der Planktonetten (S. 509, Textfig. 140 *d*) gebildet. Bei den meisten mir vorliegenden Exemplaren von *Planktonetta atlantica* ist das Diaphragma, welches genetisch auf die Centralkapsel zurückzuführen ist und mit letzterer auch durch die Astropylen und Parapylen in engster Verbindung bleibt, mittelst zahlreicher, an seinem Rande befindlicher Zäpfchen in entsprechende Grübchen des Schalenperistoms eingefalzt (Taf. LVII, Fig. 455). In diesen Fällen ist dann die Schale vollkommen gegen das Phäodium abgeschlossen und durch die aufgequollene, als hydrostatischer Apparat funktionierende Centralkapsel vollständig ausgefüllt. Bei einzelnen Exemplaren sah ich aber, daß das Diaphragma an der „vorderen" (d. h. der Floßseite gegenüberliegenden) Seite nicht in die Grübchen eingriff, sondern, unter Freilassung eines halbmondförmigen Spaltraums, ein wenig in den Schalenraum eingedreht war (Taf. LV, Fig. 447; Taf. LVI, Fig. 450; Textfig. 140 *d'*). Ich möchte daher glauben, daß auch im lebenden Zustand das Diaphragma bei einer Volumverminderung der hydrostatisch wirksamen Centralkapsel entsprechende Bewegungen ausführen und der sich zusammenziehenden Kapsel mittelst einer kleinen Drehung folgen kann (Näheres siehe Syst. Teil, S. 294). In besonderer Weise kommt das Diaphragma bei der Fortpflanzung den Größenveränderungen von Centralkapsel und Kern entgegen: es tritt nämlich während der Teilung der Mutterkapsel eine Resorption des Deckelapparates ein (Taf. LIX, Fig. 459), und wenn auch die folgenden Stadien nicht beobachtet werden konnten, so ist doch als wahrscheinlich anzunehmen, daß das Diaphragma nach erfolgter Teilung eine Neubildung erfährt.

Während die zuletzt besprochenen Einrichtungen mit den Größenveränderungen der Centralkapsel während der Wachstums-, Fortpflanzungs- und Bewegungsvorgänge im Zusammenhang stehen, sind einige andere Bildungen dazu bestimmt, eine Volumzunahme des gesamten Weichkörpers zu ermöglichen. Dazu gehören vor allem die Schloßeinrichtungen der Conchariden, welche, wie ich früher (1906b, S. 33) hervorgehoben habe, wohl das Komplizierteste und Raffinierteste sind, was in Bezug auf zweckmäßige Strukturen bei den Tripyleen vorkommt. „Es handelt sich hier um Einrichtungen, welche die Schloßbildungen der Lamellibranchier an Kompliziertheit bei weitem übertreffen, ja, selbst die Schlösser der Trigonien und Rudisten werden durch sie vollkommen in Schatten gestellt." Speciell bei den Gattungen *Conchoceras*, *Conchidium* und *Conchellium*, welche unter den mir vorliegenden Formen die in funktioneller Hinsicht klarsten und vollkommensten Verhältnisse zeigen, läßt die Innenansicht des Schalenschlosses folgende Strukturen erkennen (Textfig. 145). Die zwei Halbschalen sind so miteinander verbunden, daß die beiden die Schalenränder besetzenden Zahnreihen ineinander greifen, wie die Finger einer gefalteten Hand, und zwar hängen, wie ich in Ergänzung der HAECKEL'schen Beschreibung feststellen konnte, die Zähne der einen Schale mit der Innenseite der anderen durch eine doppelte Führung zusammen. Die erste (marginale, d. h. dem Schalenrande näher gelegene) Führung wird durch bandförmige Laschen gebildet, welche die Wurzeln der Zähne an der Innenseite der Schalen miteinander verbinden (Textfig. 145 *m*), die zweite (submarginale) dagegen durch eine Reihe von paarig angeordneten, gegen das Schaleninnere vorspringenden Höckern oder Pfeilern oder aber durch dünne Spangen, welche wie Brückenbögen über die Poren setzen *(sm)*. Die Einrichtung ist eine derartige, daß die beiden Halbschalen bei Vergrößerung des Weichkörpers eine Strecke voneinander weichen können, ohne ihren Zusammenhalt

zu verlieren, und zwar ist eine Verschiebung der Schalen, ähnlich wie bei den Cölodendriden (s. S. 497), nur in der Richtung der die Schalenapices verbindenden Achse, d. h. in der Richtung der Zähne selber möglich, dagegen werden Drehungen der Halbschalen gegeneinander und damit unregelmäßige Derangierungen der Weichkörperverhältnisse vermieden.

Während so bei den Conchariden die Beweglichkeit der Skelettteile eine Vergrößerung des Weichkörpers ermöglicht, stellen bei denjenigen Tripyleen, deren Schale eine einzige Oeffnung, ein sogenanntes Pylom, besitzt, die Peristombildungen feste Einrichtungen dar, welche, wie ich glaube, bei vorübergehenden Volumvergrößerungen des Weichkörpers den aus der Pylomöffnung hervorquellenden Weichteilen als Aufnahme- und Stützapparate dienen.

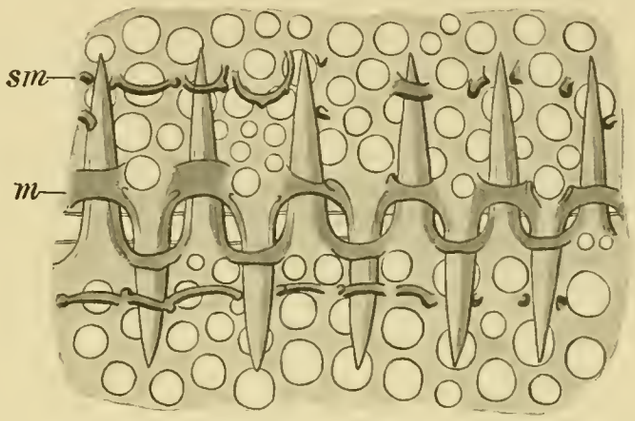


Fig. 145. Schalenschloß von *Conchoceras caudatum*.

Die ersten Andeutungen solcher Einrichtungen sehe ich in den Pylomstacheln der Castanelliden. Bei einer ganzen Anzahl offenbar nicht näher zusammengehöriger Arten ist nämlich ein dem Pylomrand aufsitzender oder benachbarter Radialstachel gegenüber allen anderen durch eine besondere Skulptur ausgezeichnet, welche aus zwei unter spitzen Winkeln sich schneidenden Systemen von feinen Leisten besteht und so mit rhombischen tüpfelartigen Feldern bedeckt erscheint (Textfig. 146). Vermutlich haben diese Pylomstacheln die Bedeutung, den aus der Pylomöffnung quellenden, besonders starken Pseudopodien als Leitbahn zu dienen, und ihre netzartige Skulptur würde demnach dazu bestimmt sein, die Adhäsion zu erhöhen. Neben diesem Pylomstachel (Textfig. 146) oder an Stelle desselben (Taf. XXXIV, Fig. 260—262) können kürzere, konische Pylomzähne auftreten, welche in Form eines Kranzes die Schalenöffnung umstehen und so ein Gerüstwerk bilden, welches bei Volumvergrößerungen des Weichkörpers, sei es bei der Nahrungsaufnahme, sei es bei den Bewegungs- und Fortpflanzungsvorgängen, als Aufnahmeapparat für die überquellenden Sarkode- und Gallertmassen dient. Für möglich, wenn auch nicht für sehr wahrscheinlich möchte ich es halten, daß die Pylomzähne der Castanelliden daneben noch die Bedeutung einer gegen fremde Eindringlinge

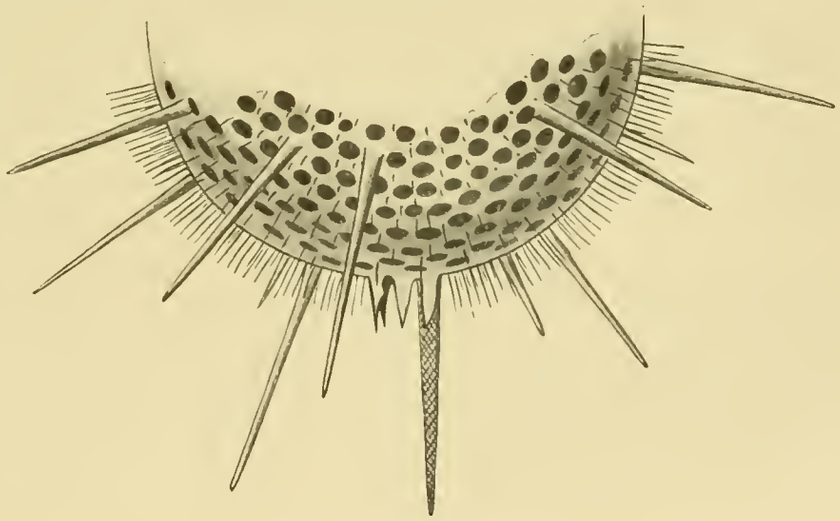


Fig 146. *Castanissa valdiviae* n. sp.

gerichteten Schutzwehr oder Verschanzung haben, wie dies RHUMBLER (Foraminiferen von Laysan etc., 1906) für die Mundzähne einiger Miliolininen annimmt.

Eine ähnliche Rolle spielen, soiel ich sehe, die mannigfaltig beschaffenen Peristombildungen der Tuscaroren, insbesondere die korbförmigen, durch eine überaus zierliche Architektur ausgezeichneten Aufsätze bei *Tuscarantha Braueri* und *Luciae* (Textfig. 147), die ornamentenartig verzierten Stachelbasen von *Tuscarora bisternaria* (Taf. XXIV, Fig. 188) und die merkwürdigen vogelkopf- und helmartigen Bildungen, welche bei mehreren, zu verschiedenen Gruppen gehörenden Formen auf Grund weitgehender Konvergenzbildung zur Entwickelung gekommen sind (Taf. XXVI, Fig. 204; Taf. XXVIII, Fig. 214, 218, 220). Nicht selten (Taf. XXVI, Fig. 206) fand ich die ganze Peristombildung von einer dichten Masse von Phäodium umgeben, wobei es freilich fraglich erscheinen mag, ob es sich hier nicht um eine durch die Fixierung hervorgerufene Quellungserscheinung handelt. Ebenso ist es noch ungewiß, ob die Peristombildungen der Tuscaroren auch bei der Fortpflanzung eine Rolle spielen, daß sie aber im ganzen thatsächlich die Funktion von Aufnahme- und Stützapparaten besitzen, scheint aus der ganzen Struktur dieser Schalenfortsätze mit Sicherheit hervorzugehen.

Fig. 147. Korbförmiges Peristom von *Tuscarantha Braueri*.

Die nämliche Aufgabe ist auch den Peristombildungen der Challengeriden und der kleineren Medusettiden zuzuschreiben. Es sei vor allem hingewiesen auf das vierzähnige Peristom von *Challengeron armatum* (S. 513, Textfig. 142; Taf. LI, Fig. 419, 420), auf die Korbbildung von *Challengeranium diodon*, welche ein Analogon zu den oben erwähnten Korbbildungen mancher Tuscaroren bildet (Taf. L, Fig. 399), sowie auf die in die Breite gezogenen oder trompetenförmigen Peristomfortsätze von *Protocystis Murrayi* und ihrer Verwandten (Taf. L, Fig. 407, 408, 411). Auch bei diesen Formen konnte ich die Funktion der Peristombildungen am konservierten Material nicht direkt beobachten, sondern nur aus den Strukturverhältnissen erschließen, aber da gerade bei den Challengeriden eine Fähigkeit zu periodischen Vertikalwanderungen mit guten Gründen angenommen werden darf (Syst. Teil, S. 245, 252), so scheint mir die Vermutung nahezuliegen, daß das Peristom auch hier als Stützapparat für die Sarkodeteile dient, welche nicht bloß bei der Nahrungsaufnahme, sondern auch bei periodischen, mit der Vertikalwanderung zusammenhängenden Volumschwankungen aus der Pylomöffnung hervorquellen. Daß auch bei der Fortpflanzung durch Zweiteilung die Peristomfortsätze der Challengeriden und Medusettiden eine Rolle als Stützapparat spielen können, darauf scheint mir der öfters herangezogene Fund einer in Fortpflanzung begriffenen *Planktonetta atlantica* hinzuweisen. Hier bleibt die durch Teilung der Mutterkapsel entstandene Tochterkapsel der Pylomöffnung mindestens bis zu der Zeit vorgelagert, wo sie bereits wieder in zwei Enkelkapseln zerfallen ist (Taf. LVI, Fig. 453; Taf. LIX, Fig. 459). Da nun während dieser Periode das intraphäodiale Stützskelett zurückgebildet ist, und da der Peristomkragen bei *Planktonetta* verhältnismäßig niedrig ist, so werden in unserem Fall die Tochter- und Enkelkapseln vorwiegend durch die Basen der Oralstacheln gestützt, und es ist wohl erlaubt, von diesen Anordnungsverhältnissen aus Rückschlüsse auf die kleineren Formen zu ziehen und deren Peristomfortsätze, welche offenbar den

Oralstacheln homolog sind, ebenfalls als Stützapparate zu betrachten. (In einem Fall, bei einer *Protocystis Harstoni*, war die Centralkapsel thatsächlich halb ausgetreten und lag mit ihrer äußeren Hälfte der Peristomgabel auf. Doch kann es sich hier natürlich auch um ein Kunstprodukt handeln.)

Während bei den Castanelliden, Tuscaroren, Challengeriden, sowie bei den kleinen Medusettiden außer der Centralkapsel auch das Phäodium innerhalb der Schale liegt und, abgesehen von den Pseudopodien, größere Teile des extrakapsulären Weichkörpers nur vorübergehend durch die Pylomöffnung hindurch in den Bereich des Peristoms treten dürften, liegt bei *Planktonetta* (Textfig. 140) der phäodiale Teil des Weichkörpers dauernd außerhalb der Primärschale, und bei anderen Gattungen *(Nationaletta, Atlanticella)*, bei welchen die Primärschale großenteils zurückgebildet ist, kommt ohnedies der Schutz der letzteren in Wegfall. Es sind daher bei diesen hochspecialisierten Formen besondere Stützapparate differenziert, welche die Kohäsion der phäodialen Massen erhöhen und wegen der räumlichen und funktionellen Beziehungen, welche sie zu den Peristombildungen zeigen, im Anschluß an diese kurz erwähnt werden mögen. Derartige Differenzierungen sind das intraphäodiale Stützskelett der Planktonetten, von dem bereits Fowler eine eingehende Beschreibung gegeben hat (vergl. Taf. LVII, Fig. 455), sowie die Sekundär- oder Außenschalen, welche bei *Nationaletta* (Taf. LIV, Fig. 443) eine hauben-, bei *Atlanticella* (Taf. LIII, Fig. 433, 434) eine klöppelförmige Gestalt haben und das Phäodium ganz oder teilweise in sich aufnehmen. Auch das Floß der Planktonetten (Taf. LV, Fig. 446; Textfig. 140 *f*) dürfte eine stützende Nebenbedeutung haben, indem es dem Phäodium als Unterlage dient.

Rudimentäre Bildungen.

Rudimentäre Strukturen im Sinne von Entwickelungshemmungen individueller, rein aberrativer Art sind außerordentlich häufig bei den Tripyleen und dürften wohl bei genauerer Untersuchung auch bei anderen Radiolarien in großer Zahl gefunden werden. Sie bilden, wie im dritten Abschnitt gezeigt werden soll, ein sehr wertvolles Material für die Untersuchung der Ontogenese.

Dagegen kommen rudimentäre Bildungen im strengeren Sinne des Wortes, nämlich funktionslose, bezw. funktionslos gewordene Strukturen, welche in Form von Speciescharakteren und also normalerweise auftreten, offenbar nur selten vor. Das beste, mit Bestimmtheit hierhergehörige Beispiel, welches ich bei den Radiolarien gefunden habe, und, soviel ich weiß, auch der erste Fall, der bisher überhaupt bei Protozoen beschrieben wurde, betrifft die Conchariden-Gattung *Conchopsis* (Taf. LXI, Fig. 477; Textfig. 148).

Es muß der Beschreibung dieser Bildungen vorausgeschickt werden, daß die Conchopsinen ganz sicher im Verhältnis zu den meisten übrigen Conchariden als abgeleitete, hochspecialisierte Formen zu betrachten sind. Ihr Vorkommen in den tiefsten Meeresregionen, ihre ganze Gestalt und Größe, die komplizierte Beschaffenheit der Schalenporen, das Vorhandensein eines „Velums“, d. h. eines simsartigen Vorsprunges an den Rändern der bootförmigen Halbschalen (Taf. LX, Fig. 469), alle diese Verhältnisse lassen mit Sicherheit erkennen, daß die Gattung *Conchopsis* speciell gegenüber den Gattungen *Conchellium, Conchidium* und *Conchoceras* eine bei weitem

specialisiertere Organisation besitzt, und es darf wohl angenommen werden, daß ihre stammesgeschichtliche Entwickelung von Formen der letzteren Art ihren Ausgang genommen hat. Wenn aber dem so ist, dann ist offenbar auch die Folgerung erlaubt, daß die Schloßeinrichtungen von *Conchopsis* eine spätere Entwickelungsetappe desjenigen Typus darstellen, welcher sich bei den drei anderen Gattungen heute noch vorfindet.

Nun sehen wir den Schloßmechanismus von *Conchopsis* in doppelter Hinsicht gegenüber demjenigen der anderen Formen modifiziert. Die erste (marginale) Führung (Textfig. 148 *m*) wird nämlich nicht durch einzelne, die Zahnwurzeln paarweise verbindende Laschen gebildet, sondern durch eine kontinuierliche „Deckleiste", welche die an der Innenfläche der Schale leistenförmig vorspringenden Zahnwurzeln überbrückt, und ferner ist bei einzelnen Exemplaren die zweite (submarginale) Führung *(sm)* nur unvollständig ausgebildet, indem an Stelle von Laschen oder Doppelpfeilern eine Reihe von schön geschwungenen Leisten tritt, welche, ohne Oesen zu bilden, gegen den Innenraum der Schale vorspringen. An einigen Stellen rücken diese spangenförmigen Bildungen so weit vom Rande ab, daß sie von den Zähnen der anderen Halbschale überhaupt nicht mehr erreicht werden, und so wird man im Hinblick auf das, was oben über die mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen der Gattung *Conchopsis* zu den anderen Gattungen gesagt wurde, zu der Anschauung geführt, daß es sich hier um eine rudimentär und funktionslos gewordene Struktur handelt.

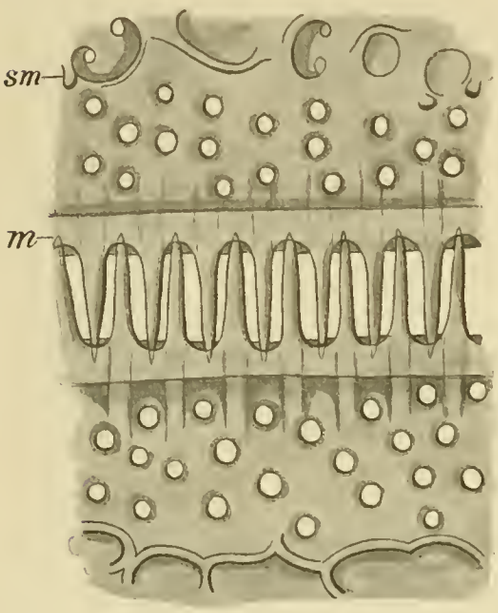


Fig. 148. Schalenschloß von *Conchopsis orbicularis*.

Als rudimentäre Bildungen wird man auch gewisse radiale Skelettelemente der Cölodendriden zu betrachten haben, so z. B. die Apical- und Aboralröhre von *Coelodendrum flabellatum* (Taf. LXIII, Fig. 489; Taf. LXXI, Fig. 525 und 529 *ab* und *ap*), den Aboraldendriten von *Coelodiceras spinosum* (Taf. LXIV, Fig. 493 *ab*) und *macropylum* (Taf. LXXI, Fig. 526 *ab*), sowie den Apicaldendriten von *Coelothyrsus cypripedium* (Taf. LXXI, Fig. 524 *ap*). Alle diese Gebilde treten bei allen Individuen auf, sie haben aber eine verkümmerte, im Gegensatz zu den Hauptdendriten unregelmäßig wechselnde Gestalt und sind, da sie nicht bis an die Oberfläche des Weichkörpers reichen, im Gegensatz zu den homologen Bildungen bei anderen Species oder Gattungen funktionslos oder haben wenigstens nur eine untergeordnete Funktion als innere Stützelemente. Sie weisen also alle Eigenschaften von eigentlich rudimentären Organen auf und können nicht als Entwickelungshemmungen pathologischer Art angesehen werden.

II. Abschnitt.

Form und Medium.

Eine der merkwürdigsten Erscheinungen, welche uns die Welt der Radiolarien darbietet, ist das offenkundige Mißverhältnis zwischen dem erstaunlichen Formenreichtum dieser Protozoengruppe und der relativ monotonen Beschaffenheit des äußeren Mediums und der Nahrung. In der That ist es zweifellos, daß die Radiolarien in Bezug auf den Reichtum an Formen und die große Zahl selbständiger Stämme alle anderen marinen Organismen, insbesondere auch die Foraminiferen, bei weitem übertreffen. Schon im Jahre 1887 hat Haeckel die Zahl der lebenden Formen auf 3730 angegeben, während die Zahl der lebenden Foraminiferen von Bütschli (1880—1882) und Zittel (1895) nur auf 600—700 berechnet wird. Nun sind allerdings die Haeckel'schen Formen, wie er selbst zugiebt und wie namentlich aus den Befunden der „Valdivia" mit Sicherheit zu entnehmen ist, nur zum Teil als gut abgegrenzte Arten zu bezeichnen, aber trotzdem dürfte jener gewaltige Zahlenunterschied in vollem Umfang bestehen bleiben, denn einerseits gilt ja die Unsicherheit der Artabgrenzung zweifellos auch für die Foraminiferen und für die anderen marinen Organismen, andererseits sind zu den im Report aufgezählten Arten auf Grund der Ergebnisse späterer Expeditionen und der paläontologischen Befunde mindestens nicht weniger neue Formen hinzugekommen, als beispielsweise zu den Foraminiferen, so daß der bedeutende Vorsprung der Radiolarien sicher auch jetzt noch anerkannt werden muß.

Besonders auffallend scheint mir die Thatsache zu sein, daß speciell die Tripyleen eine so überaus große Mannigfaltigkeit der Form und eine so reiche Gliederung in selbständige Abteilungen von größerem oder geringerem Umfang zeigen. Sind die Tripyleen doch vorzugsweise Tiefenbewohner, deren Existenzbedingungen womöglich noch monotoner sind als diejenigen der Oberflächenformen!

Es handelt sich also um die Frage: lassen sich trotz dieses augenscheinlichen Gegensatzes, welcher zwischen dem Reichtum an Formen und der Eintönigkeit des Mediums besteht, Beziehungen zwischen Form und Medium nachweisen? oder, genauer gesagt: sind bestimmte Typen auf bestimmte Breiten und Tiefen, auf bestimmte Temperatur-, Dichtigkeits- und Ernährungsverhältnisse beschränkt, so daß man also von einer horizontalen und vertikalen Gliederung der Radiolarienfauna sprechen kann, und können bei solchen lokalisierten Formen Größe, Gestalt und specielle Strukturen als Anpassungen an die besondere Beschaffenheit des Mediums gedeutet werden?

Leider sind wir bei der Erörterung dieser Fragen ausschließlich noch auf die deskriptiv-tiergeographische und vergleichend-morphologische Untersuchung angewiesen, denn das Experiment, welches allein endgültige Aufschlüsse über die kausalen und finalen Beziehungen zwischen Form und Medium zu geben im stande wäre, ist wenigstens bei den Tripyleen zur Zeit nicht anwendbar.

Nur in einzelnen Fällen nehmen die Verhältnisse, welche die Natur uns darbietet, einigermaßen den Charakter eines Experimentes an, so z. B. wenn wir sehen, wie das Mittelmeer durch eine Barre gegen den Ocean und dessen kalte Unterströmungen abgegrenzt ist, oder wie in einzelnen Mischgebieten warme und kalte Strömungen zusammentreffen. Im ganzen müssen wir uns aber mit den rein deskriptiven Untersuchungsmöglichkeiten bescheiden.

Warm-, Tiefenkühl- und Kaltwasserformen.

Schon in meiner ersten Mitteilung (1904, S. 131) konnte ich, dank den reichhaltigen antarktischen und indischen Radiolarienfängen der „Valdivia", darauf hinweisen, daß die tiergeographischen Beziehungen der Tripyleen, was ihre horizontale Verbreitung anbelangt, sich im ganzen durch die Gegenüberstellung von Warm- und Kaltwasserformen zum Ausdruck bringen lassen. Als ungefähre Grenzen zwischen den Verbreitungsgebieten der Warm- und Kaltwasserformen ergaben sich wenigstens für die Tuscaroren 40^0 nördlicher und 40^0 südlicher Breite (1904, S. 149). Damit war also speciell für die Tripyleen das nämliche tiergeographische Verhältnis festgestellt worden, welches bereits einige andere Forscher, zuerst wohl BRANDT (1892), für verschiedene planktonische und littorale Tiergruppen nachgewiesen hatten (vergl. die Zusammenstellungen bei POPOFSKY, 1904, S. 37; 1904a, S. 121), und gleichzeitig war ein erster Hinweis gegeben auf einen thatsächlichen Zusammenhang zwischen Form und Medium.

Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen stellte sich nun aber heraus, daß die Gegenüberstellung von Warm- und Kaltwasserformen bei den Tripyleen nicht ganz genau ist, insofern ja nur verhältnismäßig wenige von ihnen die Oberflächenschichten der warmen Meere bewohnen und demgemäß als Warmwasserformen im strengen Sinne des Wortes bezeichnet werden können, die große Mehrzahl dagegen an das kühle Wasser der Tiefenregionen angepaßt ist. Es müssen also schon unter den „Warmwasserformen" zwei Kategorien unterschieden werden: die oberflächlichen, eigentlichen Warmwasser- und die tiefenbewohnenden Kühlwasserformen, Da nun andererseits in den polaren Gebieten die Temperaturverhältnisse der verschiedenen Horizonte viel gleichmäßigere sind als in den warmen Meeresteilen (vergl. SCHOTT, 1902, Taf. XXIX—XXXII) und daher bei der Verteilung der Formen keine oder nur eine geringe Rolle spielen dürften, so macht sich hier eine derartige Unterscheidung nicht nötig, und man gelangt also schließlich dazu, an Stelle jener Zweiteilung zunächst eine Dreiteilung vorzunehmen. So bin ich denn, nach einigen vorläufigen Einteilungsversuchen (vergl. Syst. Teil, S. 208), zunächst zur Unterscheidung von (tropischen) Warmwasserformen, (tropischen) Tiefen-Kühlwasserformen und (polaren) Kaltwasserformen gekommen.

Sowohl die oberflächenbewohnenden Warmwasser-, als auch die tiefenlebenden Kühlwasserformen der äquatorialen Gebiete können in den kalten Meeresregionen durch vikarierende Formen vertreten sein, mag es sich dabei um Rassen derselben Art, oder um gut abgegrenzte Arten handeln. Ebenso können auch, wie in einem späteren Kapitel ausgeführt werden soll, die Warmwasserformen in den Tiefenschichten desselben Meeresteiles durch vikarierende Tiefenkühlwasserformen ersetzt werden. So kommen also sowohl in horizontaler, wie in vertikaler Richtung Uebergänge und Vertretungen zu stande, und im ganzen lassen sich daher die gegenseitigen räumlichen Beziehungen der Warm-, Tiefenkühl- und Kaltwasserformen sehr

gut mit dem Bild in Einklang bringen, welches Chun (1897, S. 62) von der Verteilung des Warm-, Kalt- und Kühlwassers mit folgenden Worten entworfen hat: „Die Warmwassergebiete der Oceane gleichen gewissermaßen ungeheuren Schalen, welche gegen die polaren Zonen an ihren Rändern sich ausflachen und in einer Tiefe von etwa 500 m allmählich in die gewaltigen unteren Wassermassen mit ihrer kühlen Temperatur übergehen“ (vergl. auch Schott, l. c.).

Ehe ich nun genauer auf die verschiedenen Verbreitungsmöglichkeiten und insbesondere auf die Beziehungen zwischen horizontaler Verteilung und äußerer Form eingehe, möchte ich einige Beispiele aus den Familien der Challengeriden und Tuscaroriden vorausschicken, welche in besonders deutlicher Weise das bisher Gesagte veranschaulichen.

Die Karte I läßt die Verteilung von einigen Challengeriden-Arten in den von der „Valdivia“ befahrenen Meeresteilen erkennen. Die eine Art, *Protocystis Sloggetti* (Textfig. 149; auf der Karte durch schwarze Punkte gekennzeichnet), ist eine ausgesprochene Tiefenkühlwasserform, welche vorzugsweise in den äquatorialen Meeresgebieten des Atlantik und Indik zwischen 40° N. Br. und 40° S. Br. zu Hause ist und besonders häufig in den tieferen Wasserschichten zwischen 400 und 1500 m erbeutet wurde.

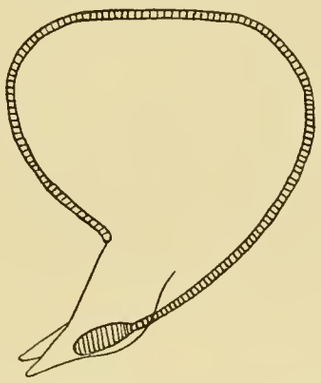


Fig. 149. *Protocystis Sloggetti.* Tiefenkühlwasserform der warmen Meeresgebiete.

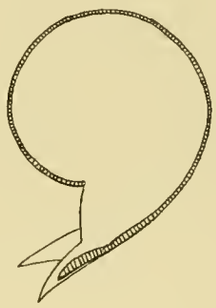


Fig. 150. *Protocystis Harstoni.* Bipolare Kaltwasserform.

Aehnlich würde sich die horizontale Verbreitung einer typischen Warmwasserform, z. B. von *Heliochallengeron Channeri* (Taf. LI, Fig. 414), darstellen.

In den kalten Meeresgebieten wird die zuerst genannte Form durch die ausgesprochen bipolare (durch rote Punkte bezeichnete) *P. Harstoni* (Textfig. 150) ersetzt. Sie wurde von der „Valdivia“ in großer Zahl an beinahe allen antarktischen Stationen gefischt und ist außerdem vorzugsweise aus dem nördlichen Atlantik und nördlichen Eismeere bekannt. Speciell in den Nordmeeren wurde *P. Harstoni* von Hensen westlich der Hebriden, von Cleve südlich und westlich Spitzbergen (75° 50′ N. Br., 15° 25′ O. L.[1]); 78° 13′ N. Br., 2° 58′ W. L.; 79° 58′ N. Br., 9° 35′ O. L.), von Jörgensen in verschiedenen Fjorden an der Westküste Norwegens festgestellt, und zwar konnte ich mich von der Identität der nordischen und antarktischen Form an der Hand einiger, von Herrn Kollegen Jörgensen in Bergen freundlichst zugesandter norwegischer Exemplare überzeugen. Der einzige warme Meeresteil, in welchem *P. Harstoni* oder wenigstens eine sehr nahe verwandte Form (*P. nautiloides* Borgert) vorkommt, ist die Sargassosee; was den pacifischen Fundort (Ch.-St. 231, südlich Nippon) anbelangt, so dürften hier polare Stromfäden in Betracht kommen. Hinsichtlich der Vertikalverbreitung von *P. Harstoni* ist zu sagen, daß sie sich in der Antarktis im großen ganzen in höheren Schichten vorfindet, als die in den Tropen vikarierende *P. Sloggetti*, doch wurde sie auch in tieferen Schichten, bis herab zu 4000 bis 5000 m, in lebenden Exemplaren angetroffen. Allem nach ist *P. Harstoni* als eine ausgesprochene Kaltwasserform zu betrachten.

1) Auf der Karte zu weit östlich markiert.

Um einigermaßen einen Begriff von den Temperaturverhältnissen zu geben, welchen diese Vertreter der drei Hauptverbreitungstypen angepaßt sind, habe ich von sämtlichen Fundorten, für welche die Temperaturen bekannt sind (vergl. die Tabellen bei SCHOTT, 1902, S. 138 ff.), die letzteren zusammengestellt und einen Durchschnittswert berechnet. Dabei ergab sich für die Warmwasserform als mittlere Temperatur + 14,2° C, für die Kühlwasserform + 11,0° C, für die Kaltwasserform + 0,4° C. Die für die Kühlwasserform erhaltene Zahl ist dadurch unnatürlich in die Höhe gedrückt, daß in den Tabellen zufälligerweise die Temperaturen für sämtliche höheren, dagegen nur für einen Teil der charakteristischen tieferen Vorkommnisse angegeben sind. Berücksichtigt man ausschließlich die Schichten des Skotoplanktons, in welchen *P. Sloggetti* ganz überwiegend vorzukommen scheint, so erhält man eine Durchschnittstemperatur von + 7,8° C., eine Zahl, welche sehr gut mit dem Begriff des Kühlwassers in Einklang zu bringen ist.

Im Gegensatz zu den Challengeriden sind die Tuscaroriden, soweit wir zur Zeit wissen, durchweg ausgesprochene Tiefenformen und scheinen auch in der Antarktis nicht in die oberhalb des 400 m-Horizontes gelegenen Schichten emporzusteigen. In dieser Gruppe gibt es also nur Tiefenkühl- und Kaltwasserformen, aber trotzdem machen sich auch hier ebenso scharfe Gegensätze hinsichtlich der horizontalen Verbreitung bemerkbar, wie in der Familie der Challengeriden.

Die Karte II gibt die Verbreitung einiger Tuscaroriden-Arten wieder, von welchen ein besonders reichliches Material vorliegt. Die in mehreren Varianten auftretende *Tuscaretta tubulosa* (in der Karte durch schwarze Punkte bezeichnet) ist von der „Valdivia" an zahlreichen Stationen des tropischen Atlantik und Indik gefischt und außerdem vom „Gauß" im Guineastrom, vom „Challenger" an einigen Stellen des nördlichen Pacifik (südlich von 40° N. Br.) erbeutet worden. Im südöstlichen Atlantik reicht ihre Verbreitung bis in den Benguelastrom und das Mischwassergebiet über der Agulhasbank, im südöstlichen Indik wird sie durch eine sehr nahe stehende Form *(T. calathoides)* vertreten. An den antarktischen Stationen fanden sich nirgends Exemplare, so daß man also von einer ausgesprochenen Tiefenkühlwasserform sprechen darf.

Eine ganz ähnliche Verbreitung zeigt *Tuscarora bisternaria* (schwarze Ringe), nur daß sie eher noch mehr auf die äquatorialen Gebiete der drei Oceane, und zwar zwischen 20° N. Br. und 20° S. Br. zusammengedrängt erscheint. Nur an zwei Stellen (T.-St. 88 und 173) wurde sie außerhalb von 20° S. Br. gefunden. Eine nahe verwandte Form, *T. Wyvillei,* schließt sich im südöstlichen Indik an *T. bisternaria* an und wurde vom „Challenger" auch im südlichen Pacifik (nördlich von 40° S. Br.) gefunden.

Ein Gegenstück zu den genannten äquatorialen Kühlwasserformen bilden einige Arten, deren Hauptverbreitungsgebiet nach unseren bisherigen Kenntnissen in der Antarktis gelegen ist, die aber in einzelnen Exemplaren auch in den tropischen Meeren gefunden wurden. Diese Formen sind *Tuscaretta globosa* (rote Punkte), welche in einer Variante auch im Benguelastrom und vom „National" sogar im Nordäquatorialstrom erbeutet wurde, und *T. passercula* (rote Ringe), welche sich zweimal im nördlichen Indik vorfand. Ueber die Vertikalverbreitung dieser Arten liegen nur sehr spärliche Angaben vor, und es kann daher nicht entschieden werden, ob ihre Häufigkeit in der Antarktis und ihr sporadisches nördliches Vorkommen vielleicht ein Hinweis darauf ist, daß unsere Formen, ähnlich den später zu besprechenden „interpolaren" Formen, in der Antarktis in verhältnismäßig hohen, in den tropischen Meeren dagegen nur in tieferen Horizonten zu Hause sind.

Die verschiedenen Arten der Horizontalverbreitung der Aulacanthiden.

Ueber die horizontale Verbreitung der Aulacanthiden habe ich bereits im Systematischen Teil (S. 25 f.) eine Uebersicht gegeben. Die hier zusammengefaßten Einzeldaten haben im Verlauf meiner späteren Untersuchungen keine wesentliche Korrektur durch nachträgliche Beobachtungen erfahren, dagegen bin ich auf Grund der bei anderen Gruppen gewonnenen Ergebnisse und zum Teil beeinflußt durch Anregungen, welche Meisenheimer (1905) in seinem Pteropodenwerk gegeben hat, dahin gelangt, die verschiedenen Formen der tiergeographischen Verbreitung in einer anderen Reihenfolge anzuordnen und auf diese Weise, wie ich glaube, die natürlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Verteilungstypen zum Ausdruck zu bringen. Da ferner gerade die Aulacanthiden für nahezu alle Verbreitungsarten sehr charakteristische Beispiele liefern, so möchte ich sie auch hier als Ausgangspunkt für die Erörterung einiger tiergeographischer Einzelheiten benutzen.

Eine ganze Anzahl von Aulacanthiden weist, ähnlich wie die oben genannten Challengeriden und Tuscaroriden, eine ausgesprochen **äquatoriale,** auf den Meeresgürtel zwischen 40° N. Br. und 40° S. Br. beschränkte Verbreitung auf. Einige derselben, wie *Aulographis triangulum, Aulospathis variabilis tetrodon* und *Aulacantha spinosa*, können jetzt schon als **cirkumtropisch** (trioceanisch) bezeichnet werden, da sie in den tropischen Gegenden des Atlantik, Indik und Pacifik vorkommen. Für andere dagegen ist vorerst nur eine atlantisch-indische Verbreitung nachzuweisen. Dazu gehören die Warmwasserform *Aulographonium mediterraneum* (Textfig. 138) und die wahrscheinlich durchweg als Tiefenkühlwasserformen zu bezeichnenden Arten und Unterarten *Auloceros arborescens dichodendrum* (Textfig. 123), *Aulographonium bicorne* (Textfig. 106) und *indicum, Aulopetasus charoides, Aulospathis variabilis monodon* und *aulodendroides, Aulacantha annulata.*

An diese ausgesprochen stenotherm-wärmeliebenden Formen reihen sich einige andere an, welche ebenfalls noch ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Tropen haben, aber von hier aus mit Ausläufern auch in die kälteren Mischgebiete hereinreichen. So ist die durch ihre wunderbar zierliche Skelettstruktur ausgezeichnete *Aulocoryne zetesios* (Taf. V, Fig. 46) von der „Valdivia" an fünf ausgesprochen tropischen Fundorten erbeutet worden (vergl. Syst. Teil, S. 75 und 460), nachdem sie früher vom nördlichen Ast des Golfstromes (Färöe-Kanal) und von der Irmingersee bekannt geworden war. Eine ganz ähnliche Verbreitung zeigt offenbar auch *Auloceros arborescens birameus* und *Aulographonium pulvinatum.* Daß speciell letztere Form normalerweise im Tiefenkühlwasser der wärmeren Meeresgebiete zu Hause und dem Kaltwasser der polaren Regionen nicht angepaßt ist, darauf weist der Umstand hin, daß das einzige in der Antarktis gefundene Exemplar an den Radialstacheln vielfache Abnormitäten zeigte (Taf. XLIII, Fig. 317 a).

Schon die Formen der letzten Gruppe weisen keinen ausgesprochen stenothermen Charakter auf und führen so hinüber zu den **eurytherm-kosmopolitischen** Formen, welche in allen Meeresgebieten annähernd gleichmäßig verbreitet sind. Hierher gehören einige kleinere, sowohl in den Oberflächen- wie in den Tiefenschichten vorkommende Arten bezw. Unterarten, wie *Aulacantha*

scolymantha typica (Textfig. 133, 134) und *Aulographis tetrancistra* (Textfig. 107), und ebenso mehrere große Formen, die zu den regelmäßigen Bestandteilen der Vertikalnetzfänge gehören, nämlich *Aulacantha scolymantha bathybia* (Textfig. 135), *Aulographis pandora* (Textfig. 154,2), *Auloklepte ramosus* und *Aulospathis variabilis triodon* (Textfig. 154,3). Die drei erstgenannten Formen scheinen die Tiefen zwischen 400 und 1000, *Aulospathis v. triodon* diejenigen zwischen 1000 und 1500 m zu bevorzugen, sie müssen also sämtlich als Tiefenkühlwasserformen bezeichnet werden. Spätere Untersuchungen werden zeigen, ob vielleicht schon unter diesen Formen sich einige befinden, welche in den kalten Meeresgebieten in weniger tiefen Meeresschichten zu Hause sind, als in den äquatorialen Regionen, und somit einen Uebergang zu den gleich zu besprechenden interpolaren Formen bilden.

Während sich das Verbreitungsgebiet der bisher besprochenen, insbesondere auch der stenotherm-wärmeliebenden Formen zu beiden Seiten des Aequators kontinuierlich und mehr oder weniger symmetrisch nach Norden und Süden erstreckt, sind einige andere Gruppen stenotherm in entgegengesetztem Sinne, insofern sie ausschließlich an kühlere oder sogar wirklich kalte Temperaturen angepaßt sind, und infolge der symmetrischen Verteilung der kalten Meeresgebiete zu beiden Seiten des Aequators wird daher ihr Verbreitungsgebiet in den wärmeren Breiten in der Regel eine mehr oder weniger große Unterbrechung aufweisen.

An die cirkumtropischen Arten schließen sich zunächst einige Formen an, welche einerseits in den eigentlich äquatorialen Meeresgebieten, andererseits in den beiden Eismeeren fehlen, dagegen in den dazwischen gelegenen Meeresgürteln verbreitet sind. Ebenso nämlich, wie nach MEISENHEIMER's (1905) Untersuchungen einige Pteropoden-Arten in zwei Zonengürteln von 15° bis 40° nördlicher und 15° bis 40° südlicher Breite zu beiden Seiten des Aequators besonders häufig sind, so wurden auch von der Aulacanthiden-Species *Auloklepte flosculus* weitaus die meisten Exemplare im nördlichen Atlantik und dann wieder im südlichen Atlantik und südlichen Indik, also weitab vom Aequator gefunden, und ebenso scheint auch *Aulospathis variabilis bifurca* hauptsächlich in zwei, zu beiden Seiten des Aequators gelegenen Gürteln mit kühlerem Wasser verbreitet zu sein. Offenbar müssen diese beiden Radiolarien gegen Temperaturdifferenzen außerordentlich empfindlich sein, jedenfalls viel empfindlicher als die genannten Pteropoden. Denn wie ein Blick auf ein die vertikale Temperaturverteilung darstellendes Längsprofil des Atlantik (vergl. SCHOTT, l. c. tab. 28, No. 1) zeigt, ist in den Tiefenschichten (400—1500 m), welche wahrscheinlich von *Auloklepte* und *Aulospathis* bewohnt werden, das Temperaturgefälle vom Aequator nach den Polen zu ein wesentlich geringeres als in den von den Pteropoden bevorzugten Oberflächenschichten. So weist z. B. die Oberfläche unter dem 40° S. Br. eine um etwa 13° niedrigere Temperatur als am Aequator auf, während die Differenz auf dem 500 m-Horizont nur etwas mehr als 2° beträgt.

Die letztgenannten Formen, die ich als **Zweigürtelformen** (bizonäre Formen) bezeichnen möchte, führen herüber zu den **bipolaren** (amphipolen) Formen, welche in extremer Weise an die eigentlich kalten Meeresgebiete angepaßt sind. Als bipolare Formen können unter den Aulacanthiden zur Zeit nur *Aulacantha laevissima* und vielleicht *Aulospathis variabilis diodon* bezeichnet werden.

Ihnen kann man am besten einige **unipolare**, und zwar antarktische Arten und und Unterarten aus den Gattungen *Aulographonium* und *Auloceros* anreihen, welche bisher nur

in der Antarktis oder höchstens noch längs des kühlen Benguelastromes im südöstlichen Atlantik gefunden wurden *(Aulographonium antarcticum* und *anthoides, Auloceros arborescens subelegans)*.

Im ganzen ist die Ausbeute sowohl an bipolaren als auch an unipolaren Aulacanthiden, verglichen mit den entsprechenden Formen aus anderen Tripyleen-Familien, verhältnismäßig gering, wofern man nur die „guten Arten" im Auge behält. Etwas anders gestaltet sich freilich das Bild, wenn man den bipolaren und unipolaren Formen auch die polaren Unterarten kosmopolitischer und anderer eurythermer Arten hinzuzählt.

Den bizonären, bipolaren und unipolaren stenothermen Formen stehen solche gegenüber, deren Verbreitungsgebiet von den eigentlich warmen Meeresteilen, also von der äquatorialen „Warmwasserschale" im Sinne Chun's (s. S. 525), nicht bloß in horizontaler, sondern auch in vertikaler Richtung abgelegen ist, und welche also einerseits die kalten Meeresgebiete, andererseits die sehr kühlen Tiefenschichten der großen Oceane bewohnen. Es handelt sich zunächst um jene vielbesprochenen, zuerst von Chun in den Vordergrund des Interesses gerückten Formen, welche in der Arktis und Antarktis mehr oberflächlich gelegene Schichten, in den äquatorialen Gegenden dagegen die größeren Meerestiefen bewohnen, also um eine besondere Kategorie von bipolaren Formen, die ich als **interpolar** bezeichnen möchte. Unter den Aulacanthiden kommt hier vorläufig nur *Aulodendron antarcticum* in Betracht, welches sowohl in den beiden Eismeeren (in der Antarktis vom „Challenger" und von der „Valdivia") als auch im Atlantik und Indik erbeutet wurde. Das verhältnismäßig seltene Vorkommen in dem immerhin recht gut durchforschten Atlantik darf vielleicht als Anzeichen dafür aufgefaßt werden, daß unsere Form in den wärmeren Meeresgebieten tiefere Regionen bevorzugt als die übrigen Aulacanthiden.

Die zweite dieser Gruppen besteht aus solchen Formen, welche bisher hauptsächlich in der Antarktis beobachtet worden sind, von denen aber einzelne Exemplare vereinzelt auch in wärmeren Meeresgebieten, und zwar besonders mittelst tiefgehender Schließnetzzüge, erbeutet wurden. Da es nicht unwahrscheinlich ist, daß sie in den wärmeren Meeren nur deshalb seltener zur Beobachtung kommen, weil sie von der Antarktis gegen den Aequator hin in immer größere Tiefen untertauchen, so habe ich diese Formen in meinen ersten Mitteilungen (1904) als **submergente** (unipolar-submergente) bezeichnet. Obwohl die Bezeichnung keine ganz glückliche ist, so möchte ich sie doch, da kein besserer Vorschlag vorliegt, beibehalten. Zu dieser Gruppe von antarktischen Formen gehören *Aulographis stellata*, welche, namentlich in Form einer besonderen Unterart *(asteriscoides)*, auch im nördlichen Indik vorkommt, und *Aulospathis pinus*, welche mittelst tiefgehender Schließnetz- und Vertikalnetzzüge im südlichen und nördlichen Indik und sogar im Golfstrom (S. 1850—1550) erbeutet wurde.

Die im Vorstehenden versuchte Einteilung der Aulacanthiden nach dem Grade und dem Charakter ihrer Eurythermie oder Stenothermie wird zweifellos, was die Einzelheiten anbelangt, durch spätere Untersuchungen in mannigfacher Weise abgeändert werden, jedenfalls dürfte aber schon jetzt mit Sicherheit feststehen, daß bei der horizontalen Verbreitung der Aulacanthiden, und, wie ich hinzufügen will, der Tripyleen überhaupt, die Temperatur des Mediums und im Zusammenhang damit die Strömungen eine wesentliche Rolle spielen. Durch den eurythermen oder stenothermen Charakter einer Form, durch ihre größere oder geringere Anpassung an warme, mittlere oder kalte Temperaturen werden

offenbar in höherem Grade als durch andere Faktoren die Verbreitungsgrenzen der einzelnen Arten bestimmt, und die Temperaturkarten des Meeres können ohne weiteres als Rahmen für eine Darstellung der regionalen Verbreitung der Aulacanthiden dienen.

Nur bei einzelnen Formen scheint die regionale Verbreitung unabhängig von dem Verlauf der Isothermen zu sein. So ist mir, allerdings nicht bei den Aulacanthiden, aber bei einigen anderen Gruppen aufgefallen, daß speciell der südöstliche Teil des Indik durch das Auftreten besonderer, von der „Valdivia" sonst nirgends gefischter Formen ausgezeichnet ist. Dahin gehören die Castanelliden *Castanella Wyvillei*, *Castanarium favosum* und *Circocastanea margarita*, die Tuscaroriden *Tuscarora Wyvillei* und *Tuscaretta calathoides* und die Challengeride *Challengeron sacculus*. Zwei dieser Formen, *Castanella Wyvillei* und *Tuscarora Wyvillei*, sind durch den „Challenger" als Bewohner des Pacifik bekannt geworden, sie gehören also vielleicht einer besonderen pacifisch-indischen (?südpacifisch-südindischen) Fauna an, die von einem pacifischen Entstehungscentrum aus in die Nachbargebiete überzugreifen versucht.

Daß in der That auch der Pacifik auf dem Gebiete der Radiolarien manche Besonderheiten gegenüber den übrigen Oceanen beherbergt, darauf weisen verschiedene Funde des „Challenger" hin. Danach scheinen, um nur ein Beispiel anzuführen, dem Pacifik einige specialisierte Orosphäriden *(Orosphaera horrida, Oroscena Gegenbauri)* eigentümlich zu sein, während, wie die „Valdivia"-Ausbeute erkennen läßt, Atlantik, Indik und Antarktis bezüglich der hier vorkommenden Orosphäriden-Formen eine große Uebereinstimmung zeigen (vergl. Syst. Teil, S. 427, 429).

Bipolare, interpolare und submergente Formen.

In der tiergeographischen Litteratur und namentlich in den Erörterungen, welche sich an die Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition angeknüpft haben, spielt das Problem der Bipolarität eine große Rolle, d. h. die Frage, auf welche Weise die Uebereinstimmung, welche das arktische und antarktische Faunengebiet bezüglich vieler Gattungen, Arten und Unterarten zeigen, zu stande gekommen ist.

Wie bekannt, sind zur Erklärung der Bipolarität hauptsächlich drei Hypothesen aufgestellt worden. Zufolge der PFEFFER-MURRAY'schen Hypothese (PFEFFER, 1891; MURRAY, 1896) wären die bipolaren Formen Relikten einer in früheren geologischen Perioden gleichmäßig verbreiteten Warmwasserfauna. Während diese Fauna in den äquatorialen Gegenden eine Weiterbildung und Umformung erfahren habe, sollen die polaren Formen zurückgeblieben oder nur wenig umgebildet sein.

Nach einer zweiten, von ORTMANN (1896) und CHUN (1897, 1904) vertretenen Hypothese würde die Gleichförmigkeit der polaren Faunen auf einer wechselseitigen, in den tiefen, kühlen Wasserschichten der äquatorialen Gebiete sich vollziehenden Mischung der beiden Kaltwassermassen beruhen. Eine Stütze würde diese Annahme erhalten, wenn speciell für planktonische Formen der Nachweis gelänge, daß sie gleichzeitig in den mehr oberflächlichen Schichten der polaren Meere und in den Tiefenschichten der wärmeren Meere vorkommen (interpolare Formen nach meiner Terminologie, s. S. 529), oder daß sie wenigstens in einem der polaren Meere und außerdem in den Tiefen der äquatorialen Gebiete vorkommen (submergente oder

unipolar-submergente Formen, S. 529). In der That sind interpolare Arten unter den Sagitten (Steinhaus, 1896; Chun, 1897, S. 61), interpolare Gattungen unter den Medusen (Maas, 1906, S. 520; 1906a, S. 24) und unipolar-submergente Arten und Gattungen unter den Copepoden (Mrażek, 1902, S. 525)[1]) festgestellt worden. Auch Karsten (1905, S. 26) giebt für die Dauersporen der Diatomeen die Möglichkeit eines Transportes durch kalte Tiefenströmungen zu.

Nach einer dritten, von Meisenheimer (1905) und Maas (1906, 1906a) vertretenen Auffassung sind die bipolaren Formen Abkömmlinge einer ursprünglich äquatorialen Warmwasserfauna und haben sich von den wärmeren Meeren aus unter zunehmender Anpassung an kühlere und kalte Temperaturen nach den Polen ausgebreitet.

Was nun die Radiolarien und insbesondere die Tripyleen anbelangt, so hat sich die schon von Chun (1897) ausgesprochene Erwartung bestätigt, daß unter ihnen Formen gefunden werden, welche gleichzeitig die polaren Meere und außerdem die Tiefenschichten der wärmeren Meeresgebiete bewohnen. Besonders groß ist aber die Zahl der eigentlich bipolaren Vorkommnisse, wie aus folgender Uebersicht hervorgeht, in welcher alle bipolaren, interpolaren und submergenten Formen (Arten und Unterarten) nochmals zusammengestellt sind. Diejenigen Formen, deren Charakter auf Grund einer genügend großen Anzahl von Befunden jetzt schon mit einiger Sicherheit angegeben werden kann, sind mit einem doppelten, diejenigen, für welche nur wenige Daten zur Verfügung stehen, mit einem einfachen Asteriskus versehen.

Aulacanthidae (s. oben S. 527 ff.). a) Bipolar: **Aulacantha laevissima*, vielleicht auch **Aulospathis variabilis diodon*;

b) Interpolar: **Aulodendron antarcticum* (sehr fraglich);

c) Submergent: **Aulographis stellata*, ***Aulospathis pinus*.

Astracanthidae. Von dieser Familie liegen noch keine genügenden, die Horizontalverbreitung betreffenden Daten vor.

Aulosphaeridae. Bipolar: ***Aulosphaera bisternaria septentrionalis* ist eine ausgesprochen bipolare, einerseits in der Antarktis, andererseits in der Irmingersee und im Labradorstrom vorkommende Form (Syst. Teil, S. 115). In den wärmeren Meeren treten für sie einige andere Unterarten *(Aul. b. bisternaria* und *ovulum)* vikarierend ein, in den größeren Meerestiefen wird sie vielleicht durch die sehr derbstachelige *Aul. robusta* vertreten.

***Auloscena verticillus hamata* ist ebenfalls eine bipolare Unterart einer sehr formenreichen Großart. Ob die in den Tropen vikarierenden Unterarten Tiefenbewohner sind, ob also die Großart im ganzen als interpolar zu bezeichnen ist, war nicht zu ermitteln.

***Aulastrum spinosum* ist eine ausgesprochen bipolare Art, welche bisher nur im Labradorstrom (vom „National") und in der Antarktis (vom „Gauß") gefischt worden ist.

Cannosphaeridae. Bipolar: ***Cannosphaera antarctica*, bisher mit Sicherheit nur von der Westküste Grönlands, von der Irmingersee und vom Labradorstrom, sowie von der Antarktis bekannt.

Sagosphaeridae. Bipolar: ***Sagenoscena irmingeriana* und **Sagoscena castra*. Erstere scheint ein ähnliches Verbreitungsgebiet wie *Cannosphaera antarctica* zu besitzen, für letztere ist auch ein Fundort aus dem südöstlichen Pacifik bekannt.

---

1) Vergl. hierzu auch Giesbrecht, 1902, S. 7.

Castanellidae. Bipolar: ** *Castanidium Apsteini*, aus dem nordwestlichen Atlantik, der Antarktis sowie aus dem südlichen Indik bekannt, also einen Uebergang zu den interpolaren Formen bildend; * *Castanidium variabile antarcticum*, anscheinend bipolare Unterart der Großart *Castanidium variabile*.

Circoporidae. Unipolar-submergent: **Haeckeliana irregularis*. Diese Form ist in der Antarktis, im Benguelastrom, im südlichen und nördlichen Indik mittelst sehr tief gehender Schließnetz- und Vertikalnetzzüge erbeutet worden und scheint also in der südlichen Hemisphäre ihr Hauptverbreitungsgebiet zu haben.

Tuscaroridae (s. S. 526). Unipolar-submergent: **Tuscaretta globosa* und **passercula*. Erstere ist in großer Zahl an sechs antarktischen Stationen der „Valdivia", außerdem sporadisch im Benguelastrom und (vom „National") auch im Nordäquatorialstrom, und zwar noch oberhalb des 500 m-Horizontes, letztere an sieben antarktischen Stationen, teilweise in sehr großer Individuenzahl und außerdem sporadisch im nördlichen Indik erbeutet worden. Vielleicht stellt sich für beide Formen bei genauerer Kenntnis ihrer Vertikalverbreitung ein unipolar-submergenter Charakter heraus.

Porospathidae. *Porospathis holostoma* scheint in allen Meeren in gleichen Tiefen vorzukommen.

Challengeridae. a) Bipolar: ** *Protocystis tridens* und ** *Harstoni*. Beide waren schon vorher aus den nördlichen Teilen des Atlantik und aus dem nördlichen Eismeere bekannt und sind durch die „Valdivia" an zahlreichen Punkten der Antarktis festgestellt worden. Die mir von Herrn Kollegen JÖRGENSEN freundlichst überlassenen Exemplare gestatteten mir, für beide Arten die vollkommene Identität der nordischen und antarktischen Formen festzustellen.

b) Interpolar: Da *Protocystis Harstoni* (Textfig. 150) und *Sloggetti* (Textfig. 149) einem engeren Formenkreis angehören, da sie ferner in den kalten und warmen Meeresgebieten füreinander vikarieren, und da erstere bis über den 100 m-Horizont heraufsteigt, letztere vorzugsweise große Tiefen bevorzugt, so repräsentieren sie zusammen einen Formenkreis von ausgesprochen interpolarem Charakter.

c) Unipolar-submergent: ** *Challengeria Naresi* wurde bisher hauptsächlich im antarktischen Gebiet, außerdem aber auch in wärmeren Meeresteilen angetroffen. An einer antarktischen Station wurde sie oberhalb des 300 m-Horizontes, sonst, soweit Schließnetzfänge vorliegen, nur in sehr großen Tiefen erbeutet, so daß sie wohl als unipolar-submergent betrachtet werden darf. Aehnliche Verhältnisse zeigt ** *Protocystis Thomsoni*, wenigstens in ihrer dickschaligen Variante, sowie vielleicht * *Protocystis Swirei* und **bicornis*. Doch wurden letztere vereinzelt auch im Indik in sehr hohen Horizonten angetroffen.

Medusettidae. Aus dieser, vorzugsweise in den Warmwassergebieten verbreiteten Gruppe sind keine bipolaren Formen bekannt.

Concharidae. ?Unipolar-submergent: * *Conchopsis orbicularis* und **pilidium* zeigen eine ganz ähnliche Art der Horizontal- und Vertikalverbreitung, wie die mit ihnen häufig vergesellschafteten Challengeriden, *Challengeria Naresi* und *Thomsoni*, doch liegen bisher keine Funde vor, welche darauf hinweisen, daß diese Conchariden in der Antarktis in höhere Regionen emporsteigen, als in den warmen Meeresgebieten.

Coelodendridae. Bipolare und interpolare Formen sind bisher nicht bekannt. Vielleicht bilden die tropische *Coelographis regina* und die antarktische *C. antarctica* einen Formenkreis von interpolarem oder unipolar-submergentem Charakter. Doch fehlt es noch vollständig an Angaben über die Vertikalverbreitung dieser Arten. Von besonderem Interesse ist die Verbreitung von *Coelechinus wapiticornis*, welche streng auf die Antarktis beschränkt zu sein scheint und hier für eine nicht verwandte, aber konvergente, vorwiegend tropische Art, *Coelodendrum furcatissimum*, eintritt.

Aus dieser Uebersicht ergiebt sich, daß für eine verhältnismäßig große Zahl von Tripyleen, nämlich für 8 gut charakterisierte Arten und Unterarten, die Bipolarität mit ziemlicher Sicherheit, für eine beträchtliche Anzahl anderer Formen mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann. Ferner lassen die beiden nahe verwandten Arten *Protocystis Harstoni* und *Sloggetti* in besonders deutlicher Weise eine interpolare Verbreitung erkennen, und endlich ist zu ersehen, daß mehrere Formen sehr wahrscheinlich, andere möglicherweise als unipolar-submergent zu betrachten sind.

Angesichts der verhältnismäßig großen Rolle, welche die bipolaren Formen unter den Tripyleen spielen, mag es vielleicht berechtigt erscheinen, auch von dieser Organismengruppe aus die verschiedenen, oben aufgezählten Hypothesen zu prüfen und damit an eine Frage heranzutreten, deren endgültige Entscheidung allerdings wohl kaum auf tiergeographischem, sondern auf geologischem und paläontologischem Boden zu erwarten sein wird.

Ebenso wie Meisenheimer beim Studium der „Valdivia"-Pteropoden und Maas bei der Bearbeitung der „Belgica"-Medusen, bin auch ich bezüglich der Radiolarien zu der Vorstellung gedrängt worden, daß die polaren Formen und ebenso die Tiefenbewohner unter zunehmender Anpassung an kühlere und kalte Wassertemperaturen aus einer mehr oberflächlichen Warmwasserfauna hervorgegangen sein müssen.

Die Hauptstütze für diese Ansicht scheint mir in der Thatsache zu liegen, daß, ähnlich wie die meisten Pteropoden und Medusen, so auch die überwiegende Zahl der Radiolarien und insbesondere der Tripyleen mehr oder weniger ausgesprochene Warmwasserbewohner zu sein scheinen oder wenigstens die mäßig kühlen Tiefenschichten der wärmeren Meeresgebiete bevorzugen.

Daß speciell die Aulacanthiden in den warmen Meeresteilen einen besonders großen Formenreichtum aufweisen, ist schon oben (S. 527) hervorgehoben worden. Auch in fast allen anderen Tripyleen-Familien überwiegen die Warmwasser-, bezw. die äquatorialen Tiefenkühlwasserformen, so bei den Aulosphäriden, Castanelliden und Circoporiden. Unter den Tuscaroriden ist, außer den beiden oben (S. 526) herangezogenen, ausgesprochen cirkumtropischen Arten, eine ganze Reihe von anderen Formen nur aus den Tropen bekannt, besonders groß aber ist die Zahl der Warmwasser- und tropischen Kühlwasserformen unter den Challengeriden. Unter den 31 in der „Valdivia"-Ausbeute vorgefundenen Challengeriden-Arten liegt jetzt schon für 12—15 ein genügend großes Material vor, um ihren äquatorialen Charakter erkennen zu lassen, und ähnliche Verhältnisse dürften für die Medusettiden, Conchariden und Coelodendriden gelten. Speciell für die Conchariden hebt auch Borgert (1907) hervor, daß die dem Aequator zunächst

gelegenen Strömungsgebiete, vor allem der Südäquatorial- und Guineastrom, besonders reich an Species sind.

Auch in anderen Radiolarienabteilungen haben offenbar die nämlichen Verhältnisse Geltung. So hat POPOFSKY (1904a, S. 120, 150) für die Acanthometriden festgestellt, daß ihr eigentliches Verbreitungsgebiet in wärmeren Meeren, und zwar in den oberen, stärker durchwärmten Wasserschichten von 0—400 m, zu suchen ist. Aehnliches gilt nach POPOFSKY (1906) auch für die Acanthophrakten und, wie mein Schüler H. MAST in einer noch nicht veröffentlichten Untersuchung nachwies, für die vielgestaltige Sphärellariengruppe der Astrosphäriden. Letzterer Fund scheint mir für unsere Frage besonders bedeutungsvoll zu sein, weil wir aus zahlreichen fossilen Funden wissen, daß die Astrosphäriden eine sehr alte, schon im Paläozoikum eine große Rolle spielende Formengruppe sind (vergl. IV. Abschnitt).

Angesichts des Umstandes, daß die nordatlantischen und subarktischen Gebiete nachgerade recht gut durchforscht sind, und im Hinblick auf die reiche antarktische Ausbeute der „Valdivia" ist nicht wohl anzunehmen, daß alle diese Ergebnisse durch eine ungleichmäßige Kenntnis der einzelnen Meeresgebiete beeinflußt sind, vielmehr darf wohl die Gesamtauffassung als berechtigt gelten, daß die warmen Meeresgebiete und zwar deren Oberflächenschichten die ursprüngliche Heimat der Radiolarien und speciell der Tripyleen gewesen sein müssen.

Zu einem ähnlichen Resultate führt auch die Thatsache, daß wenigstens in einigen Tripyleengruppen die eigentlichen oberflächenbewohnenden Warmwasserformen sowohl der Größe wie der Form nach die einfachsten Verhältnisse zeigen. Wie nämlich weiter unten ausgeführt werden soll, sind in den betreffenden Abteilungen die Oberflächenformen der warmen Meere in der Regel durch geringe Größe, durch kugelige Gestalt und einfachere Skelettverhältnisse ausgezeichnet, während die tiefenbewohnenden Kühl- und Kaltwasserformen die üblichen Dimensionen der Protozoen bei weitem zu überschreiten und kompliziertere Gestalts- und Strukturverhältnisse anzunehmen pflegen. Ganz besonders schön tritt dieser Gegensatz unter den Cölodendriden hervor.

Endlich erfährt unser Satz in der Beobachtung eine Stütze, daß Formen von weiterer Verbreitung in Misch- und Kaltwassergebieten Entwickelungshemmungen und Verkrüppelungen aller Art aufweisen. So nehmen einige tropische Phäosphärien *(Aulatractus fusiformis, Sagenoarium Chuni)* in Mischgebieten geringere Dimensionen an, was als eine Art Verkümmerung zu deuten ist, da gut angepaßte Kühl- und Kaltwasserformen sonst eher größer als die eigentlichen Warmwasserformen zu sein pflegen. Ferner fanden sich Stachelverbildungen aller Art bei antarktischen Exemplaren von *Aulographonium pulvinatum* (Taf. XLIII, Fig. 317a), *Aulospathis variabilis triodon* (Taf. VII, Fig. 81—82), *Aulosphaera bisternaria* (1904a, S. 609, Anm. 1), und ganz besonders zahlreiche Monstrositäten und Entwickelungshemmungen weisen die Castanelliden der antarktischen Stationen auf (Taf. XXXVIII, Fig. 289, 291; Taf. XL, Fig. 295, 295a u. a.; vergl. Syst. Teil, S. 144, 148), nach meiner Ansicht ein Fingerzeig dafür, daß diese Formen in dem Kaltwasser der Antarktis nicht mehr vollkommen genügende Existenzbedingungen finden, beziehungsweise daß sie sich der Antarktis erst anzupassen beginnen. Auch bei anderen Organismen, z. B. bei den Brachiopoden (BLOCHMANN, 1908), werden ja Verkrüppelungen mit veränderten Temperaturverhältnissen in Zusammenhang gebracht.

Wenn also die Annahme richtig ist, daß die Oberflächenschichten der Warmwassergebiete dem Radiolarien-Organismus die zunächst am meisten zusagenden Bedingungen darbieten, so darf daraus die weitere Vermutung abgeleitet werden, daß von diesen Gebieten aus unter zunehmender Anpassung an kühlere Temperaturen eine Ausbreitung sowohl in horizontaler als in vertikaler Richtung stattgefunden hat, und daß auf diese Weise einerseits die Tiefenkühl-, andererseits die polaren Kaltwasserformen entstanden sind.

So mögen, wie dies auch MEISENHEIMER für die Pteropoden angenommen hat, auf dem einen Wege, nämlich durch Ausdehnung der horizontalen Grenzen, zunächst Uebergriffe der stenothermen Warmwasserformen in die Mischgebiete stattgefunden haben, so daß es zunächst zur Entstehung von eurythermen Kosmopoliten kam. Während aber bei diesen Formen „mit der zunehmenden Anpassung an kühlere Stromgebiete die Fähigkeit eines Aufenthaltes unter dem Aequator erhalten blieb, und so extrem eurytherme Formen entstanden, bildete sich bei anderen zugleich mit jener Anpassung eine allmähliche Abneigung gegen die wärmsten Stromgebiete heraus“ (MEISENHEIMER), es fand dabei eine immer weiter gehende Differenzierung und Loslösung von den Stammformen und gleichzeitig eine räumliche Entfernung von den äquatorialen Meeresgebieten statt. So entstanden zunächst die bizonären oder Zweigürtelformen, dann aber bei extremer Anpassung an das Kaltwasser die bipolaren Formen. Unter besonderen Bedingungen konnte wohl auch eine Ausbreitung nur gegen den einen Pol hin vor sich gehen, und so entstanden rein antarktische, bezw. rein arktische Formen.

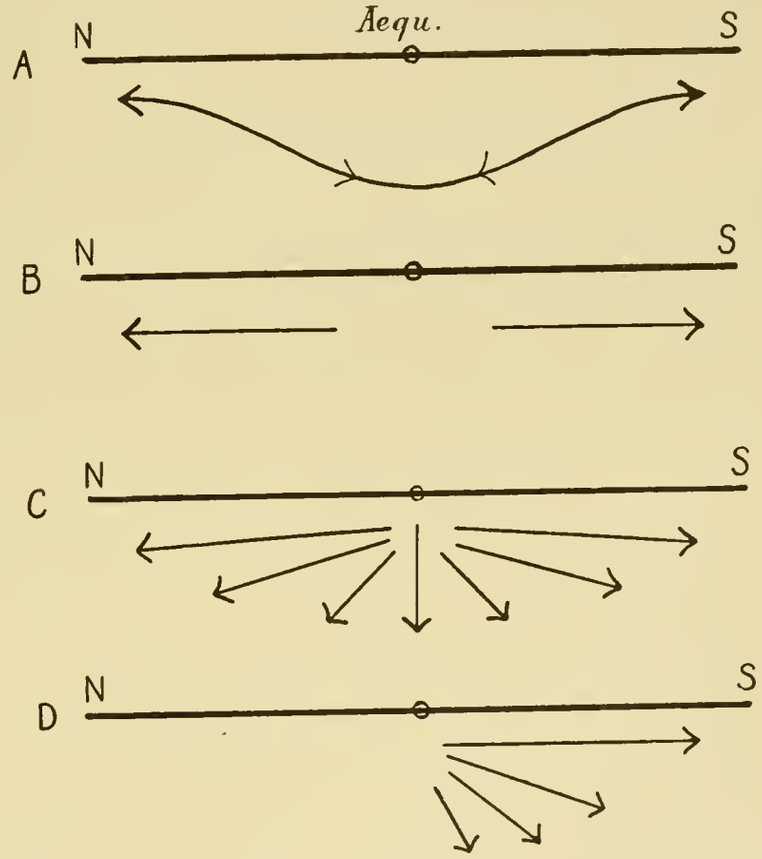


Fig. 151. Längsprofile des Atlantik zur Veranschaulichung der Bipolaritätshypothesen.

Während man sich in Anlehnung an MEISENHEIMER denken könnte, daß die Zweigürtelformen, die bipolaren und die rein antarktischen Formen sich bei zunehmender Anpassung an ein kühleres Medium nur in horizontaler Richtung von den Wohnsitzen ihrer Stammformen fortbewegt haben, dürfte die eigentümliche Verbreitungsweise der interpolaren und der unipolar-submergenten Formen auf eine gleichzeitige vertikale Ausbreitung zurückzuführen sein.

Das beigegebene Schema (Textfig. 151) soll den Gegensatz der ORTMANN-CHUN'schen Hypothese und der hier vorgetragenen Anschauungen in einigen schematischen Längsprofilen, z. B. des Atlantik, veranschaulichen. Fig. a stellt den unterseeischen Austausch dar, wie er sich nach ORTMANN und CHUN zwischen den beiden polaren Gebieten vollzieht. In Fig. b ist die Entstehung der Zweigürtel- und bipolaren Formen, in Fig. c diejenige der interpolaren, und in Fig. d die der unipolar-submergenten Formen nach der von MEISENHEIMER und mir vertretenen Hypothese veranschaulicht.

Der Gegensatz zwischen den beiden Anschauungen tritt besonders bei den interpolaren Formen hervor. Nach CHUN würden die tiefsten Schichten der wärmeren Meeresgebiete von seitwärts, d. h. von den beiden Polarmeeren aus fortdauernd Zuzug erhalten können, während nach meiner Annahme ihre Besiedlung vorzugsweise von den über ihnen gelegenen Horizonten aus erfolgt.

Es ist im übrigen sehr wohl denkbar, daß die Bildung arktischer und antarktischer Formen und insbesondere auch die bipolare Verbreitungsweise innerhalb einer und derselben Gruppe auf verschiedene Weise zu stande gekommen ist, wie dies auch MAAS (1906) für möglich hält und LOHMANN (1905) für die Appendicularien nachzuweisen versucht hat. Auch dürften, wie ich in Uebereinstimmung mit MEISENHEIMER und MAAS annehmen möchte, die Anschauungen, zu welchen die Bearbeitung einer einzelnen Gruppe von Planktonorganismen führt, nicht ohne weiteres auf andere Gruppen übertragbar sein.

Versuche einer Tiefengliederung des Oceans.

Es wurde im Vorstehenden zu zeigen versucht, daß die Radiolarien sehr verschiedene Arten der Horizontalverbreitung aufweisen, und daß dabei die Temperaturverhältnisse eine wesentliche Rolle spielen.

Eine ebenso große Mannigfaltigkeit, wie die horizontale, zeigt auch die vertikale Verbreitungsweise der Radiolarien und insbesondere der Tripyleen, und wie sich bei Betrachtung der Horizontalverbreitung zunächst der Gegensatz zwischen Warm- und Kaltwasserformen aufdrängt, so kommt man auch hinsichtlich der vertikalen Verbreitung zunächst zu der Unterscheidung von Oberflächen- und Tiefenbewohnern. Auch sonst zeigt sich ein Parallelismus zwischen horizontaler und vertikaler Verbreitung: so finden eurytherme und stenotherme Formen ihr Gegenstück in solchen mit weiter und eng begrenzter Tiefenausdehnung (eurybathe und stenobathe Formen nach DAHL, 1894, S. 65); wie ferner in horizontaler, so können auch in vertikaler Richtung bald gut umschriebene Arten, bald wenig voneinander abweichende und ineinander übergehende Unterarten füreinander vikariieren, und vor allem läßt sich, wie unten gezeigt werden soll, der Nachweis führen, daß auch die vertikale Verbreitung in bestimmter Weise die Größen-, Gestalt- und Strukturverhältnisse der Radiolarien beeinflußt.

So legen denn gerade die Tripyleen den Versuch nahe, eine Tiefengliederung des Oceans in eingehenderer Weise, als dies bisher unternommen worden ist, und unter Berücksichtigung der ökologischen Wechselbeziehungen der Planktonorganismen zu begründen.

Die ersten Versuche, welche in dieser Richtung unternommen worden sind, gehen von der Thatsache aus, daß die verschiedenen planktonischen Tiergruppen in den einzelnen Tiefenregionen in verschieden großer Arten- und Individuenzahl auftreten und daß vielfach einzelne Horizonte durch bestimmte Formen charakterisiert erscheinen. Die Einteilung, welche vorgenommen wurde, war dann naturgemäß eine mehr oder weniger willkürliche und nahm, wenigstens direkt, keinen Bezug auf allgemeinere ökologische Verhältnisse. In dieser Weise unterschied z. B. Dahl (1894) auf Grund seiner Copepodenstudien drei Regionen in vertikaler Richtung: eine Oberflächenregion (0—100 oder 200 m), welche die zahlreichsten Arten, einige Gattungen sogar ausschließlich beherbergt, ferner eine mittlere Region (200—1000 m) und eine Tiefenregion (unter 1000 m), welche beide durch besondere Arten charakterisiert sind. In ähnlicher Weise schlägt Fowler (vergl. Thompson, 1898, S. 545, Anm. 5), ausgehend vom Plankton des Färöe-Kanals, eine Dreiteilung vor, indem er ein Epiplankton (0—100 Faden unter der Oberfläche), Mesoplankton (100 Faden unter der Oberfläche bis 100 Faden über dem Boden) und Hypoplankton (100 Faden über dem Grund bis zum Grund) unterscheidet, und ich selbst habe in meiner ersten Mitteilung (1904, S. 138) ebenfalls eine vorläufige Gliederung in drei Schichten (0—400, 400—1000, 1000—5000 m) angenommen.

Die bisherigen Schemata sind rein klassifizierender Art, dagegen haben einige spätere Versuche bereits auf die ökologischen Verhältnisse, vor allem auf die die Gliederung bedingenden äußeren Faktoren Rücksicht genommen.

Einen bedeutsamen Schritt in dieser Richtung hat Lo Bianco (1903) gethan, indem er in Anlehnung an Berthold (1882) und Fuchs (1883) den bestimmenden Einfluß des Lichtes auf die Tiefengliederung des Planktons betont und so nach dem Grade der Durchleuchtung drei Zonen unterscheidet:

1) die sehr lichtreiche Zone, welche von der Oberfläche bis in die Tiefe von etwa 30 m reicht (Zone des Phaoplanktons);

2) die Schattenzone (Dämmerungszone), welche sich von 30 m Tiefe bis zur äußersten Grenze erstreckt, welche der eindringende Lichtstrahl erreicht, also etwa bis zum 500 m-Horizont (Zone des Knephoplanktons);

3) die Dunkelzone, welche von 500 m abwärts bis zu den allergrößten Tiefen reicht, welche als bewohnt bekannt sind (Zone des Skotoplanktons). Wie weit im Mittelmeer diese Zone reicht, läßt sich zur Zeit nicht angeben, da die genaueren, auf den Fahrten des „Puritan“ gemachten Beobachtungen, auf denen die Aufstellungen Lo Bianco's vorwiegend beruhen, im ganzen nur etwa bis zur Tiefe von 1500 m gehen.

Formen, welche in allen Schichten zwischen der Oberfläche und den großen Meerestiefen vorkommen (die eurybathen Formen Dahl's), werden von Lo Bianco als panteplanktonisch bezeichnet. Ich werde dafür den grammatikalisch vielleicht richtigeren Ausdruck pamplanktonisch anwenden.

In grundlegender Weise ist sodann der Einfluß des Lichtes auf die Verteilung speciell des Phytoplanktons von dem Botaniker der Deutschen Tiefsee-Expedition, Schimper, und von dem Bearbeiter der „Valdivia“-Diatomeen, Karsten, untersucht worden (vergl. besonders Chun, 1900,

1904; KARSTEN, 1905, 1907)[1]. Speciell für die Antarktis konnte gezeigt werden, daß die Diatomeen (*Chaetoceras, Rhizosolenia, Corethron, Thalassiothrix, Fragilaria* u. a.) in den oberflächlichsten, von 0 bis 20 m reichenden Schichten offenbar ungünstige Lebensbedingungen finden, daß aber dann ihre Masse zunimmt und in einer Tiefe von 40—80 m ihre maximale Höhe erreicht.

Unterhalb dieses Horizontes findet eine starke Abnahme statt, und gleichzeitig treten an Stelle der charakteristischen Oberflächenformen mehr und mehr andere Arten in den Vordergrund. Speciell die zwischen 80 und 200 m lebende, das intensive Licht meidende Flora wird von den Botanikern als „Schattenflora" bezeichnet. Sie besteht in der Antarktis vorzugsweise aus *Coscinodiscus*- und *Asteromphalus*-Arten. Die Massenentwickelung tritt hier, wie gesagt, zurück, dagegen ist ein großer Artenreichtum vorhanden, so daß z. B. die Diatomeen-Gattung *Coscinodiscus* durch etwa 50 Arten vertreten ist (KARSTEN, 1905, S. 15).

Unterhalb 200 m bis etwa zum 400 m-Horizont ist die assimilierende Vegetation äußerst dünn gesät. In noch größerer Tiefe ausgeführte Schließnetzfänge fördern nur noch leere Schalen zu Tage, und zwar sind es nur die Schalen der derbwandigen Formen, insbesondere die Gehäuse von *Fragilaria*, welche während des Herabsinkens der Zersetzung entgehen und bis auf den Boden des 4000—6000 m tiefen antarktischen Meeres gelangen (KARSTEN, 1905, S. 12). Doch hält es KARSTEN für möglich, daß zur Zeit der polaren Winterruhe die schwebenden Dauersporen sich durchweg in größeren Tiefen aufhalten (l. c. S. 31).

In den tropischen Meeren liegen nach KARSTEN ähnliche Verhältnisse vor. Auch hier ist die Hauptmasse des Phytoplanktons in den oberen 200 Metern enthalten, und zwar findet zunächst eine Zunahme bis zum 80 m-Horizont statt. Während aber in der Antarktis die Diatomeen die Hauptmasse dieses reichlichen Oberflächenplanktons bilden, treten in den tropischen Meeren die Peridineen in den Vordergrund.

Von 80 m abwärts bis etwa zum 200 m-Horizont schließt sich auch in den tropischen Meeren eine „Schattenflora" an, in welcher zu den *Coscinodiscus*- und *Asteromphalus*-Arten insbesondere noch die Diatomacee *Planktoniella* und die eine eigene Gruppe von kugeligen Planktonalgen bildende Gattung *Halosphaera* hinzukommt.

In Anlehnung an die Einteilungen von LOBIANCO, SCHIMPER und KARSTEN habe ich selbst später (1906, S. 279) ein vollständigeres Schema von der Tiefengliederung der Radiolarien- und speciell der Tripyleenfauna zu geben versucht, ohne zunächst auf die diese Gliederung bedingenden physikalischen oder ernährungsphysiologischen Faktoren näher einzugehen. Vielmehr lag mir nur daran, einen Parallelismus zwischen der zunächst rein systematischen vertikalen Stufenordnung der Tripyleen und den ökologischen Schemen LO BIANCO's und der Botaniker herzustellen.

Ich gebe hier meine Tabelle in vollständigerer Form wieder, wobei ich für die vierte und unterste Tripyleenstufe die Bezeichnung Nachtzone oder Zone des Nyktoplanktons anwende (1906, S. 277) und die frühere Aufzählung der „Leitformen" in geeigneter Weise ergänze. Eine vollständige Liste der Leitformen wird in einem späteren Kapitel hinzugefügt werden.

In der dritten Kolumne beziehen sich die Tiefenangaben im allgemeinen auf wärmere Meeresgebiete. Für die Antarktis gelten etwas niedrigere Werte, welche zum Teil in eckigen Klammern angegeben sind.

1) Die Tiefenangaben in den vorläufigen Mitteilungen CHUN's und in der definitiven Darstellung KARSTEN's weichen in kleinen Einzelheiten voneinander ab.

Verteilung des Mittelmeer-Planktons nach Lo Bianco	Verteilung des pflanzlichen Planktons nach den Ergebnissen der Deutschen Tiefsee-Expedition	Verteilung der Radiolarien, insbesondere der Tripyleen
0—30 m: Lichtzone, Zone des Phaoplanktons.	8—80, besonders 40—80 m: Diatomeenschichte. Leitformen: *Chaetoceras*, *Rhizosolenia*, *Thalassiothrix*, *Synedra*.	0—50 m: Collidenschicht. Leitformen: *Collozoum inerme*, *Sphaerozoum punctatum*, *Thalassophysa pelagica*, *Thalassicolla nucleata*; *Auloscena pelagica*, *Cannosphaera antarctica*, *Sagoscena elegans*.
30—500 m: Schattenzone, Zone des Knephoplanktons.	80—200 m: Schattenflora. Leitformen: *Coscinodiscus*, *Asteromphalus*, *Planktoniella*, *Halosphaera*.	50—400 [?50—200] m: Challengeridenschicht. Leitformen: *Challengeria xiphodon*, *Protocystis Swirei*, *P. Harstoni*; *Conchidium terebratula*, *C. rhynchonella*, *Conchoceras caudatum*, *Conchophacus diatomeus*.
500—?: Dunkelzone, Zone des Skotoplanktons.	Mikrosporen von Diatomeen.	400—1500 [?200—1000] m: Tuscarorenschicht. a) 400—1000 m: Pandorastufe. Leitformen: *Aulographis pandora*, *Auloceros arborescens*, *Aulokleptes ramosus*, *Aulacantha scolymantha bathybia*; *Tuscarilla nationalis*, *Tuscaretta globosa*, *tubulosa* und *passercula*; *Protocystis Tizardi*, *P. Sloggetti*. b) 1000—1500 m: Aulospathisstufe. Leitformen: *Aulospathis variabilis*, *Aul. pinus*; *Castonella Sloggetti*, *Castanidium Apsteini*.
Nachtzone, Zone des Nyktoplanktons.	Mikrosporen von Diatomeen?	1500—5000 m: Pharyngellenschicht. Leitformen: *Challengeria Naresi*, *Protocystis Murrayi*, *Pharyngella gastrula*, *Porcupinia cordiformis*; *Conchopsis orbicularis*, *C. pilidium*.

Nahrung der Radiolarien.

Wenn wir uns nun der Frage zuwenden, durch welche Faktoren die Tiefengliederung der Radiolarien hervorgerufen wird, so ist zunächst natürlich die Möglichkeit eines direkten Einflusses des Lichtes auszuschalten. Dagegen ist auf alle Fälle zu erwarten, daß die Vertikalverteilung der Radiolarien von derjenigen ihrer Nahrung einigermaßen abhängig ist, und so müssen wir uns zunächst mit den Ernährungsverhältnissen unserer Protozoengruppe beschäftigen.

In dieser Richtung liegen bis jetzt nur wenige bestimmter lautende Angaben vor. Für die koloniebildenden Formen (Colliden oder Polycyttarien) hat Brandt (1885) den Nachweis führen können, daß die von ihnen beherbergten, extrakapsulären gelben Zellen oder Zooxanthellen überschüssig produzierte Stärke an die Sarkode der Radiolarien abgeben. Inwieweit die koloniebildenden Formen auch von außen Nahrung beziehen, ist zweifelhaft, jedenfalls kommen nach Brandt die Copepoden und anderen größeren Organismen, welche an der Oberfläche gefangener „Qualster“ zu kleben pflegen, als Nahrung nicht in Betracht. Es liegen also andere Verhältnisse vor als bei den Foraminiferen, welche sich, wenigstens zum Teil, trotz des Besitzes kommensaler Algen, von Diatomeen, Radiolarien und Copepoden nähren (vergl. Rhumbler, 1901).

Aehnliches dürfte auch für die anderen Radiolarien gelten, bei welchen extra- oder intrakapsuläre Zooxanthellen vorkommen, insbesondere für viele Collodarien, Cyrtellarien und Acanthometren. Es soll gleich hier hervorgehoben werden, daß die Zooxanthellen offenbar nur bei be-

bestimmten Radiolarien auftreten, und daß es möglicherweise verschiedene Algenspecies giebt, die ihrerseits an bestimmte Wirte gebunden sind (vergl. POPOFSKY, 1904a, S. 8). Jedenfalls können die Zooxanthellen innerhalb einer größeren Radiolariengruppe den einen Formen zukommen, den anderen fehlen. So beherbergen z. B., im Gegensatz zu *Thalassicolla* und anderen Collodarien, zwei mediterrane *Thalassolampe*-Arten keine Zooxanthellen (R. HERTWIG), und während sie bei den Acanthometren allgemein verbreitet sein dürften, scheinen sie nur bei wenigen Acanthophracten vorzukommen (R. HERTWIG, POPOFSKY).

Bei den Tripyleen sind bisher keine Zooxanthellen mit Sicherheit festgestellt worden, dagegen tritt uns hier in Gestalt des Phäodiums ein anderer Inhaltsbestandteil entgegen, der mit Recht von den meisten Autoren zu den Ernährungsvorgängen in Beziehung gebracht worden ist.

In seiner typischen Form, nämlich als eine der Astropyle vorgelagerte, dichte Masse von Sekrettropfen und Nahrungsteilen, ist das Phäodium vorzugsweise bei dem Schulbeispiel der Tripyleen, bei *Aulacantha*, und außerdem bei der Mehrzahl der großen Tiefenformen nachzuweisen (Textfig. 106, 123 u. a.). Bei den meisten in den Oberflächenschichten vorkommenden (phao- und knephoplanktonischen) Formen dagegen, so bei sämtlichen Aulosphäriden und Sagosphäriden, ist über die phäodialen Bestandteile des Weichkörpers nur wenig bekannt. Wenigstens ist im konservierten Material das Calymma infolge seiner weichflüssigen Beschaffenheit regelmäßig mit seinen Inhaltsbestandteilen ausgeflossen, und nur in seltenen Fällen findet man einige Phäodellen der Astropyle der Centralkapsel angelagert. Dasselbe gilt für die oberflächenbewohnenden Challengeriden und Conchariden, welche, im Gegensatz zu den mit Phäodium vollgepfropften Schalen ihrer tiefenlebenden Verwandten, nur geringe Reste desselben erkennen lassen (1904, S. 133), ein Unterschied, der neuerdings auch von BORGERT (1907) für die Conchariden bestätigt werden konnte.

Besondere Verhältnisse liegen bei den höher differenzierten Gruppen der Cölodendriden (sens. lat.) vor. Schon HAECKEL (Rep., p. LVII) hat bei diesen die „Galea", d. h. das den Halbschalen aufsitzende bügel- oder amboßförmige Hohlgebilde, als ein besonderes, zur Aufnahme des Phäodiums dienendes Receptaculum gedeutet. Thatsächlich findet man, wenigstens bei den hochspecialisierten Gattungen aus der Unterfamilie der Cöloplegminen, den größten Teil der Phäodellen in der Regel im Innern der Galeae gelagert (Textfig. 124), indessen dürfte doch, wie die vergleichende Betrachtung der niederen und höheren Typen lehrt (S. 349ff.), die Hauptfunktion der Galea in ihren mechanischen Leistungen zu suchen sein, während ihre Aufgabe als Verdauungshöhle als eine sekundär hinzugekommene Nebenfunktion zu betrachten ist. Demgemäß wird auch ihre charakteristische Gestalt im wesentlichen durch die äußeren und inneren statischen Verhältnisse des Cölodendridenkörpers bedingt, und nur in gewissen Einzelheiten, so in der rohrartigen Differenzierung der Rhinocanna, macht sich die Nebenfunktion in formbestimmender Weise geltend.

Nicht bloß bei den Tripyleen finden sich Phäodellen, vielmehr habe ich Gebilde ganz ähnlicher Art auch im Pseudopodienmutterboden der tiefenbewohnenden *Oroscena regalis* (Taf. LXXVIII, Fig. 552) beobachtet, und nach den Untersuchungen von H. MAST sind auch bei einigen Astrosphäriden aus den Gattungen *Spongosphaera* und *Digmosphaera* derartige Körper ein regelmäßiges Vorkommnis.

Bau und Funktion der Phäodellen.

Ueber den Bau der Phäodellen speciell der Tripyleen haben neuerdings hauptsächlich Karawajew (1895) und Borgert (1900) genauere Angaben gemacht. Karawajew und besonders Borgert haben das Verdienst, zum ersten Male streng zwischen den eigentlichen Phäodellen, d. h. den tröpfchenartigen Erzeugnissen des Radiolarienkörpers selber, und den von außen herrührenden Einlagerungen (Protophyten, Protozoen, Copepodeneier, ?Kohlenpartikelchen u. s. w.) unterschieden zu haben. Erstere sind, wie Borgert gegenüber Karawajew feststellt, jedenfalls nicht-protoplasmatischer Natur, jedoch konnte auch Borgert keine genaueren positiven Angaben über Zusammensetzung und Wesen dieser Gebilde machen. Auf Grund eines bestimmten Einzelbefundes glaubt er aber zeigen zu können, daß die Phäodellen endoplasmatischen Ursprunges sind (1900, S. 264).

Ebensowenig wie über die Frage nach dem Bau der Phäodellen sind die Akten bezüglich ihrer Funktion geschlossen. Während R. Hertwig (1879, S. 99) den Eindruck gewonnen hat, daß die unregelmäßigen, das Phäodium zusammensetzenden Substanzbrocken halb assimilierte Nahrungsteile darstellen, wurde von Haeckel vermutungsweise, von Karawajew und Borgert in bestimmterer Fassung die Auffassung vertreten, daß es sich um Eigengebilde des Tripyleenkörpers handle, welche indessen ebenfalls zur Assimilation der Nahrung in enger Beziehung stehen (vergl. die Diskussion des Gegenstandes bei Haeckel, Rep., p. 1536, und bei Borgert, 1900, S. 260 ff.).

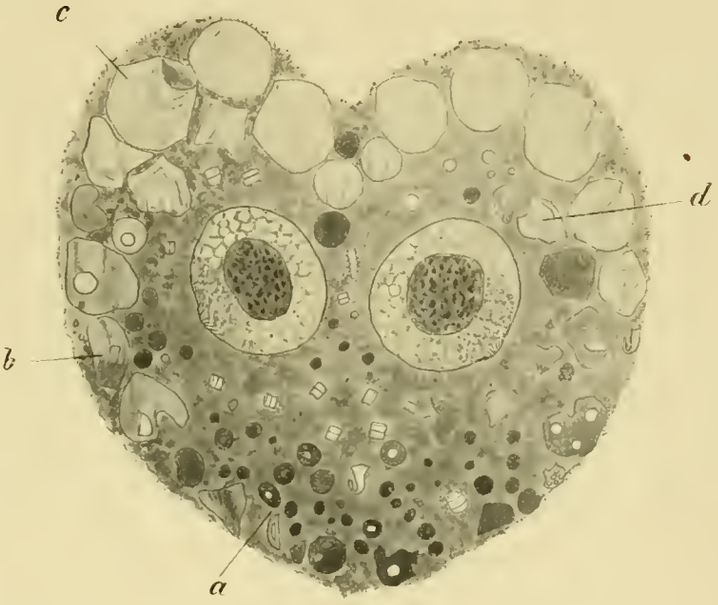


Fig. 152. *Phaeocolla valdiviae*. *a—d* die successive Umwandlung der Phäodellen darstellend.

Das wundervoll konservierte Material der „Valdivia“ hat auch für das Studium des Phäodiums einige neue Anhaltspunkte gewährt. Diejenigen Objekte, welche mir bei der Untersuchung in erster Linie Dienste geleistet haben, sind die Phäocollen, die Aulacanthiden und Tuscaroriden.

Die skelettlose, zweikapselige *Phaecolla valdiviae* (Textfig. 152) bot insofern besonders günstige Verhältnisse, als die Nahrungsteile und Phäodellen eine regelmäßige örtliche Anordnung aufweisen, welche auf eine bestimmt gerichtete Cirkulation und eine stufenweise, während derselben vor sich gehende Umwandlung schließen läßt. In der Mitte der herzförmigen Körperscheibe, zwischen den beiden Centralkapseln, finden sich vorzugsweise freie, d. h. nicht von Phäodellensubstanz umhüllte Nahrungsteile, Diatomeenpanzer und Diatomeensporen, vor. Gegen den oralen Rand zu sieht man die letzteren mehr und mehr von kleineren, dunkel tingierbaren Sekrettropfen eingeschlossen (Textfig. 152 *a*), längs der seitlichen Scheibenränder folgen dann größere, blassere Tropfen *(b)* und am aboralen Rande sehr große Gallertvakuolen *(c)*, sowie die von anderen

Autoren beschriebenen „gefalteten Membranen“ *(d)*, d. h. in diesem Fall wohl ausschließlich Vakuolen, welche unter der Wirkung der Reagenzien eine künstliche Deformierung erfahren haben. (In anderen Fällen, z. B. bei den Tuscaroren, handelt es sich bei den „gefalteten Membranen“ zum Teil um geschrumpfte Ei- und Cystenhüllen verschiedener Organismen.) „Hier ist mit Sicherheit zu erkennen, daß die aufgenommenen Nahrungsteile in den mittleren Partien des Weichkörpers von wahrscheinlich schleimartigen Sekrettropfen umschlossen werden, und daß die so gebildeten Phäodellen während der Verdauung der Nahrung und unter gleichzeitiger Ueberführung des Sekretes aus einem tingierbaren, vielleicht mehr schleimigen, in einem blassen, gallertigen Zustand, in einer Art von „Fontänenstrom“[1]) nach den seitlichen Rändern und schließlich nach dem Hinterrande der Weichkörperscheibe befördert werden“ (1907, S. 153).

Zu der Annahme, daß die Substanz der Phäodellen in den Anfangsstadien schleimiger Natur sei, bin ich hauptsächlich durch die Erfahrungen hingeführt worden, welche ich vor längerer Zeit an der Epidermis der Polychätenlarven gemacht habe[2]). Hier finden sich nämlich bei verschiedenen Formen alle Uebergänge zwischen den einzelligen Schleimdrüsen mit stark tingierbarem Sekret und den mit Gallerte angefüllten Skelettzellen, welche, wie schon HATSCHEK und KLEINENBERG erkannten, die Funktion eines larvalen Stützgewebes haben und besonders bei pelagischen Formen reichlich entwickelt sind.

Um eine weitere Stütze für meine Vermutung zu erhalten, habe ich bei Formen, welche mir in größerer Anzahl zur Verfügung standen, einige specifische Schleimfärbungen vorgenommen, und zwar wurde sowohl Sublimat-, als Chromosmiumessigsäure-Material mit P. MAYER's Mucikarmin und Muchämateïn[3]), sowie mit SUSSDORF's[4]) Methylenblaufärbung tingiert. Im Gegensatz zu der Angabe BORGERT's, daß sich die Phäodellen von *Aulacantha* im Unterschied vom Protoplasma fast vollkommen indifferent gegen Farbstoffe verhalten, zeigten erstere, speciell bei Sublimatmaterial von Aulacanthiden sehr distinkte Färbungen, und zwar wurden sie durch Mucikarmin großenteils lebhaft rosa, durch Muchämateïn trübviolett, durch Methylenblau blau gefärbt, während in allen drei Fällen Kern und Intrasarkode infolge kräftiger Differenzierung nur schwach gefärbt waren. Im FLEMMING-Material zeigten jeweils nur einige Phäodellen die charakteristischen Farben, während die Mehrzahl die gelbe oder grüngelbe Chromsäurefärbung beibehielt. Alles in allem dürften also die Färbungsversuche der Ansicht mindestens nicht widersprechen, daß die Phäodellensubstanz in gewissen Zuständen schleimartiger Natur ist.

So sehe ich denn in der That keine Veranlassung, die Anschauung, welche ich 1907 bezüglich der substantiellen Beschaffenheit der Phäodellen von *Phaeocolla* geäußert habe, zu modifizieren, vielmehr scheinen mir nicht bloß die für *Phaeocolla* beschriebenen Anordnungsverhältnisse, sondern auch die Färbungsreaktionen die Hypothese recht wahrscheinlich zu machen, daß die Phäodellen schleimartige Sekrettropfen sind, welche sich nach und nach in eine gallertartige Substanz umwandeln.

---

1) Die Bezeichnung „Fontänenstrom“ ist von RHUMBLER (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898) für die in der Mittelachse des Körpers von hinten nach vorn rückende und am Vorderrande nach beiden Seiten abfließende Körnchenströmung, wie sie sich bei manchen Amöben findet, angewandt worden.

2) Vergl. V. HÄCKER, Pelagische Polychätenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 1896, S. 156, Taf. IV, Fig. 23 u. a.

3) Vergl. A. B. LEE und P. MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 2. Aufl., Berlin 1901, S. 414.

4) Deutsche Zeitschr. Tiermed., Bd. XIV.

Eine andere Frage ist es, ob diese Flüssigkeitstropfen wirklich, wie aus den Befunden bei *Phaeocolla* ebenfalls hervorzugehen scheint, eine wichtige Rolle bei der Verdauung der aufgenommenen Nahrungsbestandteile spielen, ob sie also den „Verdauungsvakuolen“ anderer Protozoen vergleichbar sind. In diesem Falle wäre anzunehmen, daß sie irgendwelche Enzyme enthalten. BORGERT hat sich diese Frage ebenfalls vorgelegt, er glaubte jedoch, daß sie durch den von ihm geführten Nachweis der nichtprotoplasmatischen Natur der Phäodellen bereits im negativen Sinne entschieden sei. Dies trifft indessen nach meiner Meinung nicht zu, denn es ist bekannt, daß in den Verdauungssäften höherer Tiere, vor allem in der Galle der Wirbeltiere, Mucine und Enzyme nebeneinander vorkommen. So stände wohl der Ansicht nichts im Wege, daß die Phäodellen in ihrem schleimigen Substrat Enzyme gelöst enthalten, und vielleicht gelingt es doch einmal, solche aus frischem Material zu extrahieren. Im Hinblick auf die Bilder, welche *Phaeocolla* und, wie wir sehen werden, auch die übrigen Tripyleen zeigen, liegt jedenfalls die Vermutung sehr nahe, daß die Phäodellen thatsächlich die Funktion von „Verdauungsvakuolen“ haben.

Anfangs- und Endzustände der Phäodellen. BORGERT (1900, S. 264) teilt mit, daß er gelegentlich sowohl im astropylären Teil des Endoplasmas von *Aulacantha* als auch außerhalb der Astropyle kleine, nicht-tingierbare Körnchen beobachtet habe, welche wohl als Vorstufen der Phäodellen zu deuten seien. Außerdem habe er bei einem Individuum in der Intrasarkode richtige Phäodellen gefunden, die sich in nichts von den außerhalb der Centralkapsel gelegenen Gebilden unterscheiden. Beide Befunde führten BORGERT zu der Ansicht, daß das Endoplasma die Bildungsstätte für die Phäodellen sei.

Auch in meinem Aulacanthiden-Material fanden sich nicht selten innerhalb des Endoplasmas kleine körnchenförmige Einlagerungen, welche vielleicht mit den von BORGERT beobachteten identisch sind. Doch halte ich es nicht für nötig, aus diesen Vorkommnissen eine intrakapsuläre Entstehung der Phäodellen abzuleiten, selbst dann nicht, wenn sich genau die nämlichen Gebilde in der Extrasarkode vorfinden würden. Es wäre ja sehr gut möglich, daß bestimmte Stoffwechselprodukte sowohl im intra-, wie im extrakapsulären Plasma ihre Entstehung nehmen, ohne daß eine Ueberwanderung in geformtem Zustand stattzufinden braucht. So habe ich keine Anhaltspunkte für eine Bestätigung der BORGERT'schen Annahme finden können, insbesondere sind mir weder bei den Aulacanthiden, noch bei irgend einer anderen Tripyleengruppe endoplasmatische Phäodellen begegnet [1]).

Um selber zu bestimmteren Vorstellungen bezüglich der Entstehung der Phäodellen zu gelangen, habe ich mein Augenmerk auf solche junge Tiere gerichtet, bei welchen mindestens ein Teil des Phäodiums in Neubildung begriffen war. Es zeigte sich, daß in derartigen Entwickelungsstadien die Phäodellen einerseits ein besonders starkes Tinktionsvermögen besaßen, andererseits überhaupt keine oder nur ganz vereinzelte Fremd-

1) Eine dritte Art von endoplasmatischen Inhaltskörpern, welche KARAWAJEW und BORGERT bei *Aulacantha* gefunden haben (vergl. BORGERT, 1900, S. 248), die sogenannten „bläschenförmigen Einschlüsse“, sind sehr häufig bei allen untersuchten Aulacanthiden zu beobachten, und zwar nicht bloß in den Prophasen der Teilung, in welchen sie von BORGERT hauptsächlich festgestellt wurden, sondern nicht selten auch im „Ruhestadium“ der Centralkapsel. Es zeigen diese Gebilde eine große Aehnlichkeit mit gewissen Formen der bei Collodarien und Sphärellarien regelmäßig vorkommenden Konkretionen, und so möchte ich sie in Uebereinstimmung mit BORGERT als Ausscheidungsprodukte oder, besser vielleicht, als Reservestoffe betrachten.

körpereinschlüsse aufwiesen, zwei Merkmale, welche sich mit der oben vertretenen Hypothese in recht guten Einklang bringen lassen.

So fanden sich bei einem jugendlichen Exemplar von *Challengeria Naresi* mit weichhäutiger, färbbarer Schale (Taf. LII, Fig. 430) im extrakapsulären Plasma („Neoplasma") nur sehr wenige, großenteils stark färbbare und der Einschlüsse entbehrende Phäodellen, welche, ähnlich wie man es vielfach bei Nukleolen sieht, von einem hellen, durch Schrumpfung entstandenen Hof umgeben waren.

Noch deutlicher tritt die Beschaffenheit junger Phäodellen bei einem Exemplar von *Planktonetta atlantica* mit 3 Centralkapseln hervor. Das Phäodium dieses in Fortpflanzung begriffenen Individuums ist im Gegensatz zu dem Phäodium anderer *Planktonetta*-Exemplare (s. unten) nahezu vollkommen frei von Fremdkörpereinschlüssen und besteht aus dicht gedrängten, großenteils färbbaren, rundlichen Phäodellen, welche in der unten zu beschreibenden Weise alle Uebergänge teils zu den pigmentierten Typen, teils zu den „gefalteten Membranen" zeigen (Taf. LXXXVII, Fig. 606). Speciell in dem Zwischenraum zwischen den beiden, außerhalb der Schale gelegenen Enkelkapseln, also offenbar in neugebildetem Plasma, waren zahlreiche, tief tingierbare Phäodellen eng zusammengedrängt, wie dies, allerdings in nicht sehr ausgesprochener Weise, auch auf dem früher abgebildeten Schnitte (Taf. LIX, Fig. 459) hervortritt.

Beide Befunde weisen, ebenso wie die Beobachtungen an *Phaeocolla*, darauf hin, daß die Phäodellen in statu nascendi ein besonders hohes Maß von Färbbarkeit besitzen und zunächst noch frei von Einschlüssen sind. Es spricht dies alles für die Annahme, daß die Phäodellen als schleimartige Sekrettropfen in der extrakapsulären Sarkode ihre Entstehung nehmen, um sodann, sei es nach Aufnahme von Fremdkörpern, sei es ohne eine solche, in die gleich zu besprechenden Modifikationen und Endstadien überzugehen.

Die allmähliche Umwandlung der Phäodellen habe ich hauptsächlich bei *Phaeocolla* (Textfig. 152; Taf. XLII, Fig. 302), bei den Planktonetten (Taf. LXXXVII, Fig. 606) und bei den Tuscaroren (Taf. LXXXVI, Fig. 601), aber auch bei Aulacanthiden (Taf. LXXXVI, Fig. 602) und anderen Formen verfolgen können. Die Neubildung kann nach verschiedenen Richtungen hin vor sich gehen, und daraus erklärt sich das außerordentlich mannigfaltige und unregelmäßige Bild, welches das Phäodium der Tripyleen im allgemeinen darbietet. Die wichtigsten Modifikationen und Endstufen sind folgende:

a) Pigmentierte Phäodellen. Es lassen sich unter den Phäodellen, insbesondere unter solchen, welche keine Einschlüsse enthalten, alle Uebergangsstufen vom unpigmentierten, aber künstlich tingierbaren zum natürlich gefärbten Zustand nachweisen, und zwar findet man entweder, daß die Tingierbarkeit abnimmt und an Stelle der künstlichen Farbe eine diffuse gelbliche, bräunlichgelbe oder grünlichgelbe Färbung zum Vorschein kommt (Taf. LXXXVII, Fig. 606 *a* und *b*), oder daß in den schwächer oder gar nicht mehr tingierbaren Phäodellen körnige Pigmente auftreten, oder daß gleichzeitig die diffuse und die körnige Pigmentierung Platz greifen.

Die als Pigmentkörnchen zu deutenden Einlagerungen haben eine verschiedene Größe und Farbe. Insbesondere wurden innerhalb der Familie der Tuscaroriden bald rundliche, schwarze, bald stäbchenförmige, rotbraune Körnchen angetroffen.

Während in vielen Fällen die Pigmentnatur dieser Einlagerungen kaum zu bezweifeln war, wurden auch „kleinere und größere schwarze Brocken, die wie Kohlenpartikel aussehen" (Borgert, l. c. S. 265), gefunden, also Gebilde, welche möglicherweise den Fremdkörpereinschlüssen zuzuzählen sind.

b) Gallertkugeln, geschichtete und gefaltete Phäodellen. Es war mir zuerst bei *Phaeocolla* (Textfig. 152) aufgefallen, daß die färbbaren Phäodellen längs der Peripherie der Weichkörperscheibe allmählich in größere, blässere Gebilde übergehen, welche ich, namentlich im Hinblick auf ähnliche Umwandlungsprozesse bei pelagischen Polychätenlarven, als Gallertkugeln deuten möchte. Schon diese Gallertkugeln von *Phaeocolla* weisen vielfach an ihrer Oberfläche Faltungen und Runzelungen auf und führen so ihrerseits hinüber zu den bei anderen Formen sehr zahlreich auftretenden, schon von Karawajew und Borgert beschriebenen geschichteten und zusammengefalteten Bildungen, welche, soweit es sich nicht um Ei- und Cystenhüllen handelt (s. unten), stets als besonders große, ursprünglich geschichtet gebaute Phäodellen zu betrachten sind, die sich infolge der schrumpfenden Wirkung der Reagenzien in der Regel in Form von vielfach gefältelten Lamellenpaketen darstellen.

Auch bei anderen Tripyleen lassen sich alle Uebergänge nachweisen zwischen den kleinen, rundlichen, dunkel tingierbaren Phäodellen, den größeren, nur an der Oberfläche gerunzelten, blässeren Gebilden und den teilweise zu großen Dimensionen angeschwollenen, meist nur sehr schwach färbbaren geschichteten und gefalteten Bildungen. Beispiele hierfür finden sich namentlich bei den Planktonetten (Taf. LXXXVII, Fig. 606 *c*—*e*) und Tuscaroren (Taf. LXXXVI, Fig. 601 *a*—*c*), bei welchen jeder Schnitt die ganze Skala von Zwischenstufen aufzuweisen pflegt. Es dürfte also keinem Zweifel unterliegen, daß zwischen den jungen, stark färbbaren Phäodellen und den geschichteten und gefalteten Körpern ganz allgemein die bei den Phäocollen ermittelten genetischen Zusammenhänge bestehen.

c) Zusammengesetzte Phäodellen. Die größeren Phäodellen können sehr häufig einen zusammengesetzten Charakter annehmen, in der Weise, daß entweder mehrere Phäodellen von ungleicher Beschaffenheit miteinander zusammenfließen (Taf. LXXXVI, Fig. 601 *d*) oder daß kleinere Phäodellen oder kleinere geschichtete und gefaltete Körper als Einschlüsse größerer, schwach färbbarer, mit Fremdkörpern beladener Bildungen erscheinen. So kommt es zur Entstehung mächtiger gewöllartiger Ballen, welche speciell bei den tiefenbewohnenden *Conchopsis*-Arten halb so groß wie die Centralkapseln sein können. Wie viel bei der Entstehung dieser zusammengesetzten Phäodellen künstlicher Natur und auf Rechnung der Fixierung zu setzen ist, kann natürlich nicht mit Sicherheit entschieden werden, doch habe ich den Eindruck gewonnen, daß mindestens in sehr vielen Fällen die komplexen Körper keine Artefakte sind, sondern natürliche Verhältnisse zur Darstellung bedingen.

Fremdkörpereinschlüsse. Wie schon von meinen Vorgängern festgestellt wurde, befinden sich im Phäodium zwischen den eigentlichen Phäodellen Fremdkörper in Gestalt von Diatomeenpanzern, Copepodeneiern u. s. w. eingelagert. Es ist jedoch, soviel ich sehe, bis jetzt noch nicht auf die Thatsache genügend aufmerksam gemacht worden, daß derartige Fremdkörper bei allen Tripyleen auch in einem großen Teil der Phäodellen eingeschlossen sind, ja daß man zuweilen mehr eingeschlossene, als freie Fremdkörper findet. Es sei zunächst zur vorläufigen Orientierung kurz auf die Abbildungen hingewiesen: in dem in

Taf. LXXXVI, Fig. 602 abgebildeten Phäodium eines *Aulacantha*-Exemplars sieht man in einzelnen größeren, blassen Phäodellen *(d)* zahlreiche kleine, von einer Membran umhüllte und mit einem oder zwei färbbaren Mittelflecken versehene Körper, welche man wenigstens zum Teil als Mikrosporen von Diatomeen oder anderen Algen zu deuten berechtigt sein wird; andere Phäodellen *(a)* beherbergen zellige Gebilde, welche in unverkennbarer Weise ältere Entwickelungsstadien von Algensporen darstellen; im Phäodium der Tuscaroren (Taf. LXXXVI, Fig. 601) pflegen in zahlreichen Phäodellen (*b*, *c*, *e* u. a.) Diatomeenschalen, insbesondere *Coscinodiscus*-Panzer, in einzelnen auch Dictyochidenskelette eingeschlossen zu sein; in den Phäodellen einer *Nationaletta* (Taf. LXXXVII, Fig. 607) fand ich massenhafte kleine, gleichmäßig gebaute Stäbchen, welche als Fremdkörper unbekannter Herkunft, möglicherweise aber auch als Konkretionen zu deuten sind, und in demselben Phäodium war eine große spindelförmige Phäodelle enthalten, welche sich in ganz ähnlicher Weise wie eine *Amoeba verrucosa* an einen Oscillarienfaden, an eine *Aulacantha*-Nadel angelegt hatte und offenbar im Begriff war, diese in sich aufzunehmen (Taf. LXXXVII, Fig. 607 *a*).

Wir haben also nach dem Bisherigen zwischen den „freien“ und den von den Phäodellen eingeschlossenen Fremdkörpern zu unterscheiden, und es erhebt sich zunächst die Frage, ob es sich hierbei um mehr zufällige oder um physiologisch bedeutungsvolle Unterschiede handelt. Schon bei den Phäocollen konnte festgestellt werden, daß die freien Phäodellen hauptsächlich in der Mitte der Weichkörperscheibe zwischen den beiden Centralkapseln gelagert sind, und diese Anordnungsweise führte zu der Vorstellung, daß die von den Pseudopodien eingebrachten Fremdkörper zunächst in die centralen, den beiden Stoffwechselcentren benachbarten Sarkodepartien geschafft werden und dann, von Phäodellen umschlossen, in den peripheren Cirkulationsstrom hineingelangen. Streng zu beweisen sind natürlich diese Beziehungen nicht, und bei den Aulacanthiden bin ich in der That auf Anordnungsverhältnisse gestoßen, welche, wenigstens bei dieser Tripyleengruppe, einen etwas anderen Verlauf der Dinge als möglich erscheinen lassen.

Es war mir zuerst bei einem aus T.-St. 149 stammenden Exemplar von *Aulographis tetrancistra* aufgefallen, daß der Weichkörper geradezu vollgepfropft war mit den Kieselskeletten anderer Planktonorganismen. Die Fig. 605 (Taf. LXXXVII) zeigt einen Teil dieses „Silikophäodiums“: man sieht in überragender Zahl die spindelförmigen Gehäuse von *Fragilaria*, *Coscinodiscus*-Schalen und andere Diatomeenreste, außerdem aber die Skelette von Dictyochiden und verschiedene auffallend gut erhaltene Radiolarienskelette, so eine Cyrtoidee, welche dem HAECKEL'schen *Stichopilium* (Rep., Taf. LXXVII, Fig. 9) nahesteht (a), und andere Formen, welche an *Peromelissa* (Syst. Teil, Taf. LXXXIV, Fig. 582) erinnern (b).

Es war mir, da es sich um ein etwas deformiertes Exemplar handelte, nicht möglich, die genauen Lagebeziehungen zwischen diesen massenhaften kieseligen Einlagerungen und den beiden Centralkapseln festzustellen. Dagegen konnte ich wiederholt bei antarktischen Exemplaren von *Aulographis pandora* und *Aulospathis variabilis*, insbesondere auf Schnittpräparaten, sehr regelmäßige Anordnungsverhältnisse nachweisen. Bei mehreren Exemplaren von *Aulographis pandora* fanden sich nämlich im nächsten Bereich der Astropylen der beiden Centralkapseln die eigentlichen Phäodellen, und diesen wieder war jeweils eine Anhäufung von Kieselskeletten vorgelagert. Bei einigen antarktischen *Aulospathis*-Exemplaren (Textfig. 153) dagegen waren die Phäodellen

außer in der Nachbarschaft der Astropyle auch längs der Flanken der Centralkapsel verteilt, und die Kieselskelette waren in dichten Massen auf die Parapylenseite der letzteren konzentriert.

Es fragt sich, ob in diesen Fällen die Fremdkörper als frisch aufgenommene Nahrungsteile, welche der Umschließung durch die Phäodellen und der Verdauung noch harren, oder umgekehrt als beiseite geschaffte Depots von unverdaulichen Nahrungsresten aufzufassen sind. Ich kann diese Frage nicht entscheiden, habe aber im ganzen den Eindruck gewonnen, als ob die letztere Deutung die richtige sei. Vielleicht ist in diesem Falle anzunehmen, daß die Kieselskelette nur scheinbar ganz frei in den Weichkörper des Radiolars eingelagert sind, daß sie vielmehr im natürlichen Zustand von sehr dünnflüssigen Gallertvakuolen, d. h. den vorher besprochenen Endzuständen der Phäodellen, eingeschlossen und daß diese Gallertvakuolen bei der Konservierung zusammengeflossen sind.

Fig. 153. Centralkapsel und Phäodium eines antarktischen *Aulospathis*-Exemplares.

Besondere Vorkommnisse. Um etwaige Beziehungen des Phäodiuminhalts zur Horizontal- und Vertikalverbreitung nachweisen zu können, empfiehlt es sich zunächst, bei den einzelnen, größeren Tripyleenabteilungen einen Rundgang zu machen und einige besondere Fremdkörpervorkommnisse hervorzuheben.

Bei den Aulacanthiden bilden, wie bei den meisten anderen Formen, Diatomeenpanzer, insbesondere *Fragilaria*- und *Coscinodiscus*-Gehäuse die häufigsten, deutlich erkennbaren Fremdkörpereinschlüsse. Sie treten namentlich bei vielen antarktischen Exemplaren in großer Menge auf. Seltener (besonders in T.-St. 149) fanden sich Reste von *Asteromphalus*, von Dictyochiden und von verschiedenen Radiolarien vor, von welch' letzteren vereinzelte Cyrtoideen (*Stichopilium*-, *Lithomelissa*- und *Peromelissa*-ähnliche Formen) mit einiger Sicherheit diagnostiziert werden konnten (Taf. LXXXVII, Fig. 605). Ferner kamen mehrfach Tripyleen-Gehäuse vor: so in einer *Aulographis pandora* (T.-St. 149) eine offenbar neue Challengeride, welche der *Protocystis Murrayi* einigermaßen ähnlich ist (Schalendurchmesser 0,08 mm), in einem anderen Exemplar derselben Art

(T.-St. 73) eine *Porospathis* und in einem Exemplar von *Aulospathis* (T.-St. 149) eine *Protocystis bicornis*. Bei einer *Aulocoryne zetesios* wurden als ein sehr vereinzeltes Vorkommnis (siehe: Cölodendriden) *Globigerina*-Schalen vorgefunden. Es ist sehr auffallend, daß im Phäodium der Aulacanthiden, ebenso wie in demjenigen anderer Formen die Gehäuse von Tripyleen eine so spärliche Rolle spielen. Trotzdem z. B. in der Antarktis die Challengeriden teilweise massenhaft aufzutreten scheinen, habe ich in vielen Dutzenden in Schnittserien zerlegter, antarktischer Aulacanthiden nur die oben aufgezählten Tripyleen-Exemplare gefunden. Da niemals Peridineen und nur ganz vereinzelt Foraminiferen im Phäodium vorkommen, so scheint es also, daß die Aulacanthiden und die Tripyleen überhaupt einen ausgesprochen herbivoren Charakter besitzen, und daß das Vorkommen von Cyrtoideen- und Tripyleen-Gehäusen im Phäodium mehr zufälliger Art ist.

Von großem Interesse ist der Inhalt des Phäodiums einer in T.-St. 43 (mit dem Vertikalnetz) erbeuteten *Aulacantha scolymantha typica* mit 4 Centralkapseln (Taf. LXXXVI, Fig. 602), und zwar deshalb, weil es zahlreiche, prachtvoll konservierte, offenbar frisch aufgenommene Algensporen in verschiedenen Teilungsstadien enthielt. Ich kann mir nicht versagen, auf diese Befunde genauer einzugehen, da sie vielleicht in diesem oder jenem Punkte eine willkommene Ergänzung zu den von KARSTEN an *Corethron* gemachten Beobachtungen bilden und einen interessanten Einblick in das Kleinleben des Planktons gewähren.

Ich schicke zunächst die Beschreibung voraus, welche KARSTEN von der Mikrosporenbildung und Keimung von *Corethron Valdiviae* giebt (1905, S. 107 ff., Taf. XIV):

Innerhalb der Mutterschale entstehen hier durch successive Kernteilungsvorgänge die Kerne der Mikrosporen (Taf. XIV, Fig. 2, 3). Aus den geöffneten *Corethron*-Zellen schlüpfen dann die Mikrosporen, von einer Schleimmasse eingeschlossen, aus, worauf eine Vereinigung zweier oder mehrerer Schleimmassen und im Inneren derselben die Kopulation von Mikrosporen ungleichnamiger Abstammung erfolgt. Die Zygoten wachsen innerhalb der Schleimmassen heran und keimen, indem sie durch Teilung zwei zweikernige Tochterzellen entstehen lassen (Taf. XIV, Fig. 6, 7 a). In jeder Tochterzelle wird der eine Kern zum Großkern, der andere zum Kleinkern (Fig. 7 b—e). Mit Beginn der Schalenbildung (Fig. 5 e) verschwindet der Kleinkern; Borsten, zweite Schale und Gürtelband bilden sich hervor, und so entsteht eine kleine, aber vollständige *Corethron*-Zelle.

Ob nun die in meinem *Aulacantha*-Exemplar aufgefundenen Entwickelungsstadien sämtlich einer und derselben Algenform angehören und welches Genus im speciellen in Betracht kommt, läßt sich natürlich nicht mit Sicherheit entscheiden. Immerhin ist die Reihe, zu welcher sich die Bilder, wie von selber, zusammenschließen, so kontinuierlich, daß mir ihre genetische Zusammengehörigkeit sehr wahrscheinlich zu sein scheint, und außerdem ist die Aehnlichkeit der Stadien mit den von KARSTEN gegebenen Bildern so groß, daß ich mit Bestimmtheit glauben möchte, daß es sich um die Entwickelung von Diatomeen handle. Da ferner in dem betreffenden *Aulacantha*-Exemplar sich mehrere größere *Coscinodiscus*-Schalen (Fig. 602 *b*) vorfanden, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß unsere Stadien in den Entwickelungskreis einer *Coscinodiscus*-Art gehören.

Der Konservierungszustand war ein vorzüglicher. Das Fixierungsmittel war nicht angegeben, doch handelte es sich wahrscheinlich um Sublimat. Bei Eosin-Hämatoxylinfärbung hatten das Plasma der Sporen eine gelbliche, die Chromosomen eine tiefviolette, die „Kleinkerne“ eine

graublaue Färbung angenommen. Die Chromatophoren waren nur in älteren Stadien als scharf umgrenzte, rundliche Körperchen zu erkennen, stets aber nur in geringer Zahl vorhanden.

Als jüngste Stadien möchte ich kleine (einen Durchmesser von 0,002 mm aufweisende), rundliche Gebilde von annähernd gleicher Größe und Form ansehen, welche eine derbe Hülle und in ihrem Innern ein oder zwei dunkler gefärbte Körnchen erkennen lassen. Sie liegen bald, gruppenweise vereinigt, frei in der Sarkode (Fig. 602 *t*), bald sind sie von einem rundlichen, blaß färbbaren Substanzballen eingeschlossen *(d)*, welcher wahrscheinlich als Phäodelle zu deuten ist, möglicherweise allerdings auch der Schleimgallerte entspricht, in welche nach KARSTEN die Mikrosporen von *Corethron* eingeschlossen sind. Ich möchte diese Gebilde in der That als Mikrosporen deuten, jedoch gleich hier darauf hinweisen, daß bei anderen Tripyleen häufig ähnliche Körper auftreten, die, schon wegen ihrer ungleichmäßigen Größe, eher als Produkte der Tripyleensarkode zu deuten und in der That vielfach den „Konkretionen" anderer Radiolarien ähnlich sind.

Die als Mikrosporen gedeuteten Gebilde sind nun durch eine Reihe von Uebergangsstufen mit denjenigen Einschlüssen verbunden, deren Sporennatur zweifellos feststeht. Zunächst findet man etwas größere Körper mit deutlicher, vielfach durch die Konservierung geschrumpfter Membran und unverkennbarem Kern *(i)*. Noch größere Zellen, mit einem Durchmesser von 0,005 mm an zeigen einen anscheinend membranlosen, unregelmäßig gestalteten Kern, der von färbbaren Körnchen von sehr gleichmäßiger Beschaffenheit und Verteilung angefüllt ist. Bemerkenswert ist, daß in diesen Stadien zwei deutlich unterschiedene Entwickelungsreihen nebeneinander herlaufen, für welche es unentschieden bleiben mag, ob sie verschiedenen Species oder den beiden Geschlechtern derselben Species entsprechen: eine Serie mit einer größeren Zahl feinkörniger Chromatinelemente *(c, e, o, n)* und eine solche mit einer nicht sehr großen Zahl (etwa 8) grobkörniger Chromosomen *(h, g)*. Bei ersterer findet man nicht selten schon in jüngeren Stadien im Innern des Kernes einen nucleolusartigen, schwach färbbaren Körper *(o)* oder außerhalb desselben einen ähnlich färbbaren „Kleinkern" *(e, n)*. Einige Bilder scheinen darauf hinzuweisen, daß der letztere den ausgetretenen Nucleolus darstellt.

Während dieser ersten Wachstumsperiode der Sporen scheinen die sexuellen Vorgänge Platz zu greifen. Wenigstens fand ich wiederholt Bilder *(r)*, welche an die von SCHAUDINN u. a. für verschiedene Protozoen beschriebenen Richtungsteilungen erinnern, und solche *(k)*, welche als Kopulationszustände gedeutet werden können. Für diese Erklärung spricht auch der Umstand, daß in den zuletzt genannten Stadien *(k)* keine Membran vorhanden ist.

In älteren, vielleicht als Zygoten zu deutenden Sporen mit einem Durchmesser von 0,01 mm ist regelmäßig neben dem „chromatischen", meist körnigen Propagationskern ein deutlicher „Kleinkern" zu erkennen *(l)*, und zwar treten diese Strukturen auch dann noch deutlich hervor, wenn die Sporen bereits in Phäodellen eingeschlossen sind *(m)*. Nunmehr wachsen die Sporen beträchtlich heran, jedoch wird diese Wachstumsperiode auf einer oder auf zwei Größenstufen (nämlich bei einem Durchmesser von etwa 0,015 und 0,02 mm) durch Teilungen unterbrochen *(q, s,* bezw *p, f)*. Namentlich vom zweiten Teilungsakte sind schöne Spiremstadien *(p)* und eine sehr gut erhaltene Metakinese *(f)* zur Beobachtung gelangt.

Mit diesen „Keimungsprozessen" schließt die Entwickelung ab, soweit sie innerhalb des *Aulacantha*-Phäodiums zur Beobachtung kam. Mit dem von KARSTEN angenommenen Ent-

wickelungsgang würde die Reihe der Stadien, ihre Zusammengehörigkeit vorausgesetzt, im ganzen gut übereinstimmen, doch ist es mir zweifelhaft, ob bei meiner Form die „Kleinkerne" umgewandelte Tochterkerne sind, wie dies KARSTEN für *Corethron* angiebt. Auch die Zweizahl der Teilungsakte steht nicht mit den KARSTEN'schen Beobachtungen im Einklang.

Von den an die Aulacanthiden sich anschließenden Tripyleengruppen haben mir die Astracanthiden, Aulosphäriden und Sagosphäriden keine genügenden Bilder geliefert, die ersteren wegen mangelhafter Fixierung des Materials, die beiden letzteren, weil auf keinem meiner Schnittpräparate Reste des Phäodiums zu sehen waren (s. oben S. 540). Was die Cannosphäriden anbelangt, so enthielten die in der Antarktis gefischten Exemplare von *Cannosphaera antarctica* eine größere oder geringere Menge von *Fragilaria*-Panzern.

Einige größere Exemplare von mehreren Castanelliden-Arten (*Castanidium* sp. und *Castanella* sp.), welche in T.-St. 54 mittelst eines tiefgehenden Vertikalnetzzuges erbeutet worden waren, zeigten auf Schnittpräparaten ein Phäodium, welches eine überraschende Aehnlichkeit mit dem gleich zu beschreibenden Phäodium der Tuscaroren aufwies (Taf. LXXXVI, Fig. 601): auch die als Eihüllen von *Centropages* zu deutenden Chitinhüllen (s. u.) kehrten wieder, nur fehlten kieselige Elemente fast vollkommen. Im Gegensatz dazu zeigte eine in T.-St. 120 (S. 1500—1000) gefischte Circoporide *(Circospathis sexfurca)* im Habitus der Phäodellen eine große Uebereinstimmung mit den in der Nachbarstation 121 gefischten Challengerien (Taf. LXXXVII, Fig. 604). Den Hauptinhalt der Phäodellen bildeten, wie bei den letzteren, wohl erhaltene „Mikrosporen". Bruchstücke kieseliger Natur waren nur sehr spärlich vorhanden.

Neben den Aulacanthiden haben die Tuscaroriden besonders mannigfaltige und vielfach sehr instruktive Bilder geliefert (Taf. LXXXVI, Fig. 601). Außer den färbbaren Phäodellen und ihren unzweifelhaften Derivaten (geschichteten Körpern, gefalteten Membranen etc.) fanden sich hier besonders zahlreiche rundliche Körperchen von ungleicher Größe und gelblicher Farbe. Auf Sublimatpräparaten war die Färbung mehr hellgelb, auf FLEMMING-Präparaten dunkelgelb bis grünlichbraun (hier offenbar durch die Chromsäure modifiziert). Diese Gebilde, welche teils einzeln liegen, teils klumpenweise vereinigt sind, habe ich im Systematischen Teil (S. 200) als abgestorbene Algenzellen gedeutet, ich bin aber inzwischen zweifelhaft geworden, ob es sich nicht doch um phäodellenartige Substanztröpfchen besonderer Art handelt, welche durch ein diffuses gelbes Pigment gefärbt sind.

Als Nahrungskörper sind bei den Tuscaroriden in erster Linie die Diatomeen zu betrachten, deren Panzer sehr häufig im Innern größerer Phäodellen beobachtet werden *(b, c, e)*. In letzteren fanden sich außerdem Dictyochidenskelette *(f)*, seltener Bruchstücke von *Aulacantha*-Nadeln und *Coelodendrum*-Skelette, sowie ein einziges Mal das Gehäuse einer Challengeride *(Protocystis Swirei)*. Während also auch bei den Tuscaroriden Protozoen, insbesondere andere Radiolarien, eine sehr geringe Rolle als Nahrungskörper zu spielen scheinen, finden sich relativ häufig Einschlüsse gröberer Art: so Chitinkiefer von Sagitten (wie dies auch BORGERT beobachtet hat), grobschollige, dickhäutige Copepodeneier und ferner sehr derbe, vielfach gefaltete, chitinöse Membranen mit bäumchenförmigen Aufsätzen *(g)*. Offenbar gehören diese letzteren Gebilde, die bei mehreren Tuscaroren-Arten gefunden wurden, in die Nähe des „Ovum hispidum hystrix" CLEVE's und LOHMANN's (1904, S. 27), welches von letzterem als Copepodenei und zwar vermutungsweise als das Ei von *Centropages* gedeutet wird.

Bezüglich der großen Medusettiden wurde schon im Vorstehenden mitgeteilt, daß bei einer in Fortpflanzung befindlichen *Planktonetta* (Taf. LXXXVII, Fig. 606) zwischen den dichtgedrängten, großenteils stark färbbaren und also wahrscheinlich neugebildeten Phäodellen nur ganz vereinzelte Diatomeenpanzer nachzuweisen waren, und ferner, daß ich bei anderen Planktonetten eine größere Zahl von Diatomeen und bei einer *Nationaletta* (Taf. LXXXVII, Fig. 607) eine *Aulacantha*-Nadel (a) und massenhaft spindelförmige Stäbchen fand, deren chemische Natur nicht festzustellen war, da ich das Präparat zu diesem Zwecke nicht opfern konnte.

Von Challengeriden und Conchariden liegt mir auf Schnittpräparaten eine größere Zahl von Exemplaren von *Challengeria Naresi* (Taf. LXXXVII, Fig. 604) und *Conchopsis* (Taf. LXXXVII, Fig. 603) vor, welche von T.-St. 120 und 121, und zwar aus einer Tiefe von 1000 bis 1500, bezw. 2500—1900 m herstammten. Bei *Challengeria* sind die dichtgedrängten Phäodellen ziemlich gleichmäßig groß und mit Hämatoxylin stark färbbar, sie besitzen durchweg eine runzlige Oberfläche und schließen massenhaft sehr kleine, rundliche, großenteils geschrumpfte Körnchen ein. Bei einigen dieser Gebilde war im Innern eine dunkle Zusammenballung zu erkennen, welche als geschrumpfter Protoplasmakörper gedeutet werden könnte, und ich möchte daher annehmen, daß sie mit den bei *Aulacantha* gefundenen Körpern zu vergleichen und als Mikrosporen zu deuten sind. Von kieseligen Fremdkörpern fanden sich im Phäodium von *Challengeria* nur vereinzelte Bruchstücke von *Coscinodiscus* vor.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Conchopsis* (Fig. 603): die, wie bereits erwähnt, durch ihre Größe ausgezeichneten Phäodellen, welche vielfach einen zusammengesetzten, gewöllartigen Charakter aufwiesen, enthielten in großen Mengen und als ausschließliche Inhaltsbestandteile „Mikrosporen", welche deutlich den geschrumpften Protoplasmakörper erkennen ließen, und zwischen den Phäodellen allerlei rätselhafte Gebilde, geschrumpfte Cysten, merkwürdige spiralige Bildungen, die an ein aufgerolltes Schiffstau erinnern (auch bei *Castanella*, T.-St. 54, gefunden). Nur ein einziges Mal fand sich ein kieseliger Fremdkörper, nämlich ein *Fragilaria*-Gehäuse, vor. Jedenfalls lassen diese ausgesprochen tiefenbewohnenden *Challengeria*- und *Conchopsis*-Arten in größter Uebereinstimmung das fast vollkommene Zurücktreten der Kieselpanzer und das Ueberwiegen der als Mikrosporen gedeuteten Gebilde erkennen.

Die Cölodendriden zeigen ähnliche Verhältnisse wie die Aulacanthiden. Als bemerkenswerte Vorkommnisse sind zu erwähnen vereinzelte Gehäuse von Challengeriden (*Protocystis tridens*, *Cadium*) und besonders die wiederholt (bei *Coelodendrum furcatissimum* und *Coelechinus*) gefundenen Globigerinenschalen (siehe: Aulacanthiden).

Nahrung und Verbreitung.

Ich hatte erwartet, mittelst einer systematischen Untersuchung des Phäodiums verschiedener Tripyleengruppen bestimmte Zusammenhänge zwischen der Beschaffenheit des Phäodiums und zwischen der horizontalen und vor allem vertikalen Verbreitung nachweisen zu können, um so vielleicht auch für Formen der zweiten Stufe der ökonomischen Skala, wie es die Radiolarien als Konsumenten des Phytoplanktons sind, eine Abhängigkeit der Tiefenverbreitung von der Lebensweise feststellen zu können.

Indessen bin ich durch zwei Umstände verhindert worden, zu ganz klaren Resultaten zu gelangen. Einmal fehlt es fast vollständig an Beobachtungen über das Phäodium der zartplasmatischen phao- und knephoplanktonischen Formen, nämlich der Aulosphäriden und Sagosphäriden, sowie der kleineren Challengeriden, Medusettiden und Conchariden. Ein Unterschied zwischen diesen mehr oberflächlichen Formen und den eigentlichen Tiefenbewohnern trat mir allerdings schon gleich bei der Inangriffnahme meiner Untersuchungen (vergl. 1904, S. 133 u. a. a. O.) entgegen, nämlich der Umstand, daß bei allen Oberflächenbewohnern vom Phäodium und überhaupt vom extrakapsulären Weichkörper gar keine oder nur spärliche Reste zu sehen sind, während sich die eigentlichen Tiefenbewohner durch massenhafte, dicht verpackte Phäodellen auszeichnen. Man kann, wie ich dies früher gethan habe, diese Verschiedenheit so deuten, daß bei ersteren das Phäodium infolge der Zartheit und Dünnflüssigkeit der Sarkode beim Fange regelmäßig verloren geht. Immerhin liegt auch der Verdacht nahe, es möchte vielleicht bei einigen der genannten Tripyleen eine Ernährung mittelst „gelber Zellen" stattfinden. Da die Zooxanthellen bei den Angehörigen dreier großer Radiolarien-Abteilungen nachgewiesen sind, so ist es ja von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß sie auch bei der vierten verbreitet sind.

Ein zweiter Punkt, welcher einer klaren Beantwortung unserer Frage entgegensteht, ist die verhältnismäßig noch geringe Zahl genauer Tiefenangaben, speciell bei denjenigen Formen, welche wegen der Mannigfaltigkeit ihres Phäodiums besonders geeignet für die Untersuchung wären, bei den Aulacanthiden und Tuscaroriden. Allerdings liefert das „Valdivia"-Material eine Reihe von Andeutungen, wohin etwa spätere Untersuchungen führen werden, aber leider ist die Zahl der thatsächlichen Ergebnisse noch sehr gering, und späteren Expeditionen steht also in dieser Hinsicht noch ein weites Forschungsgebiet offen.

Eine Thatsache läßt sich allerdings jetzt schon mit einiger Sicherheit feststellen, nämlich der Unterschied, welchen speciell die Aulacanthiden und Tuscaroriden in den wärmeren und kalten Meeresgebieten aufweisen. Bei den Warm-, bezw. Tiefenkühlwasserformen der wärmeren Meeresteile treten nämlich die kieseligen Bestandteile des Phäodiums sehr zurück, während in der Antarktis die Kieselpanzer der Diatomeen, insbesondere von *Fragilaria* und *Coscinodiscus*, überwiegen. Es hängt diese Verschiedenheit natürlich mit dem Gesamtcharakter des Phytoplanktons in den warmen und kalten Meeresgebieten zusammen, insofern, wie insbesondere die Ergebnisse der „Valdivia" deutlich erkennen lassen (KARSTEN, 1904, 1905, 1907) im Phytoplankton der ersteren die Peridineen, in dem der letzteren die Diatomeen in den Vordergrund treten.

Eine weitere Frage ist nun, ob neben diesen Verschiedenheiten, die sich in horizontaler Richtung geltend machen, auch Unterschiede vertikaler Natur hervortreten und ob also die Tiefengliederung der Tripyleen mit einer verschiedenen Ernährungsweise im Zusammenhang steht.

Ich habe das gesamte aus der Westwindtrift und der Antarktis stammende Schnittmaterial auf diesen Punkt hin geprüft, und es fiel mir zunächst bei den Aulacanthiden auf, daß schon in den kalten Meeresteilen bezüglich der Masse der im Phäodium aufgestapelten Kieselpanzer große Unterschiede bestehen. Da nun aber diese Verschiedenheiten nicht bloß bei der in etwas tieferen Horizonten vorkommenden Gattung *Aulospathis*, sondern auch bei einer Reihe von *Aulographis*-, *Auloceros*- und *Aulokleptes*-Exemplaren beobachtet wurden, so kann es sich nicht wohl um specifische oder Tiefenunterschiede handeln. Eher weist der Umstand, daß alle von mir untersuchten Aulacanthiden-Exemplare mit sechs oder mehr als sechs Centralkapseln eine besonders

geringe Menge von Kieselskeletten enthielten, auf die Möglichkeit hin, daß der Gehalt an frisch aufgenommenen oder zur Exkretion bereiten Kieselpanzern in den einzelnen Entwickelungsphasen ein verschieden großer ist. Vorderhand möchte ich allerdings jene Verschiedenheiten nur als individuelle oder zufällige betrachten.

Von größerem Interesse dürfte eine andere Beobachtung sein. Die in der T.-St. 120 und 121 in sehr großen Tiefen (1000—2500 m) gefischten Circoporiden, Challengeriden und Conchariden zeigten eine sehr weitgehende Uebereinstimmung in der Weise, daß die verhältnismäßig großen Phäodellen fast ausschließlich mit den als „Mikrosporen" gedeuteten Gebilden erfüllt sind, während kieselige Elemente fast vollkommen fehlen. Da die genannten Formen (*Circospathis, Challengeria, Conchopsis*) zu drei ganz verschiedenen Tripyleen-Abteilungen gehören, und da mir speciell von *Challengeria* und *Conchopsis* eine recht erhebliche Zahl von Schnittpräparaten zur Verfügung steht, welche alle die gleiche Erscheinung zeigen, so kann es sich wohl schwerlich um ein zufälliges Zusammentreffen handeln. Vielmehr wird man zu der Ansicht geführt, daß in größeren Tiefen (abwärts 1000 m) auch in den kalten Meeresteilen die herabsinkenden Kieselgehäuse der Diatomeen nicht mehr so häufig sind, daß sie eine erhebliche Rolle als Nahrung für die Tripyleen spielen können, daß letztere vielmehr, wenigstens in einer bestimmten Jahreszeit (vergl. Karsten, 1904, S. 23), überwiegend von den in die Tiefe sinkenden Mikrosporen der Protophyten leben.

Aus dem Bisherigen geht hervor, daß ein Versuch, die augenscheinlich bestehende Tiefengliederung der Tripyleen ernährungsphysiologisch zu begründen, zur Zeit noch nicht im einzelnen durchführbar ist, da die bisher bekannten Daten noch keine genügende Unterlage gewähren. Immerhin wird es auch jetzt schon erlaubt sein, wenigstens in allgemeinen Zügen etwa folgendes Gesamtbild von den zwischen Vertikalverbreitung und Ernährungsweise bestehenden Zusammenhängen zu entwerfen:

In den obersten Schichten von 0 bis etwa 50 m (Lohmann's Zone des Phaoplanktons, Collidenschichten), in welchen das freilebende (nicht-kommensale) Phytoplankton noch nicht seine volle Entfaltung aufweist und die mit Zooxanthellen ausgestatteten Radiolarien (Spumellarien, Nassellarien, Acantharien) einen stark hervortretenden Bestandteil des Mikroplanktons ausmachen, kommen nur einige wenige Tripyleenarten vor. Ob diese im Gegensatz zu der Hauptmasse der Tripyleen etwa mit gelben Zellen versehen sind, oder auf welche Weise sie sich sonst ernähren, ist noch zu untersuchen.

In den darunter liegenden Schichten, und zwar zunächst in den vom Licht noch durchtränkten Gebieten des üppigsten Pflanzenwuchses und der „Schattenflora" (Zone des Knephoplanktons, Challengeridenschichten), und ferner in den tiefer liegenden, bereits vollkommen dunklen Schichten zwischen 400 und 1000 oder 1500 m (Zone des Skotoplanktons, Tuscaroridenschichten) haben wir die Hauptreviere der Tripyleen zu sehen. Ihre Nahrung besteht hier in erster Linie aus Phytoplankton, und zwar in den wärmeren Meeren vorzugsweise aus Mikrosporen und keimenden Sporen, in den kalten Meeresgebieten hauptsächlich aus abgestorbenen Diatomeen aus den Gattungen *Fragilaria* und *Coscinodiscus*. Auch die offenbar in diesen Schichten flottierenden Dauereier von Copepoden werden speciell von den Tuscaroriden gerne aufgenommen. Dagegen bilden Protozoen und insbesondere Tripyleen nur unwesentliche Bestandteile des Phäodiuminhaltes. Ob die Formen der beiden hier zusammengezogenen Schichten des

Knepho- und Skotoplanktons in ernährungsphysiologischer Hinsicht Unterschiede zeigen, müssen spätere Untersuchungen an der Hand ausreichenden Schließnetzmaterials ausweisen.

In den tiefsten Schichten unterhalb 1000 oder 1500 m (Zone des Nyktoplanktons, Pharyngellenschichten) scheinen die herabsinkenden Kieselpanzer auch in der Antarktis nur noch eine geringe Rolle zu spielen. Dagegen überwiegen hier, mindestens in gewissen Jahreszeiten, die Mikrosporen des Phytoplanktons.

Uebersicht der Tiefenverbreitung der Radiolarien.

Im folgenden soll eine etwas vollständigere, vorläufige Zusammenstellung derjenigen Tripyleen, skelettbildenden Collodarien und tiefenlebenden Mikroradiolarien gegeben werden, für welche die Vertikalverteilung auf Grund der vorliegenden Plankton- und Schließnetzfänge zur Zeit einigermaßen sicher bestimmt werden kann[1]). Um die oberste Schicht (Collidenschicht, Schicht des Phaoplanktons, 0—50 m) besser zu charakterisieren, wurden auch die Angaben LO BIANCO's (1903) über die Verbreitung der Polycyttarien und skelettlosen Collodarien eingefügt.

Diejenigen Formen, welche ausschließlich oder wenigstens überwiegend in einer bestimmten Schicht vorkommen und für welche ein genügend großes Material vorliegt, wurden als Leitformen durch gesperrten Druck hervorgehoben. Alle diejenigen Arten dagegen, welche weniger ausgesprochen auf bestimmte Horizonte konzentriert sind oder für die keine genügende Zahl von Beobachtungen vorliegt, sind durch gewöhnlichen Druck gekennzeichnet.

A. Collidenschicht, Schicht des Phaoplanktons (0—50 m).

Collozoum inerme, *Sphaerozoum punctatum*, *Thalassophysa pelagica*, *Thalassicolla nucleata* (sämtlich nach LO BIANCO, 1903);

Aulacantha scolymantha typica (Textfig. 154,1; im Golf von Neapel bei stürmischem Wetter ausnahmsweise an der Oberfläche vorkommend);

Aulosphaera elegantissima (bei Messina), *Auloscena pelagica* (154,4; im Indik wiederholt oberhalb des 50 m-Horizontes angetroffen);

Cannosphaera antarctica (154,6; vom „Gauß" in der Antarktis noch oberhalb des 50 m-Horizontes erbeutet);

Sagoscena elegans (154,7; im Indik oberhalb des 50 m-Horizontes angetroffen).

B. Challengeridenschicht, Schicht des Knephoplanktons (50—400 m).

Cytocladus-Arten (155,1);

Hexacontium pachydermum (155,3), *Lamprocyclas intermedia* (155,4);

Aulacantha scolymantha typica (auch in tieferen Schichten vorkommend, im ganzen also mehr pamplanktonisch), *Aulographis tetrancistra* (wie vorige von mehr pamplanktonischem Charakter);

1) Für die Conchariden konnte die seit der Drucklegung des systematischen Teiles erschienene Arbeit BORGERT's (1907) mitbenutzt werden.

? mehrere Aulosphäriden und Sagosphäriden, z. B. *Sagoscena tentorium, Sagenoscena irmingeriana, Sagenoarium Chuni* (154,8);

Castanidium variabile vulgatissimum (pamplanktonisch), *Castanidium longispinum* (154,11; vereinzelt auch in tieferen Schichten), *Castanidium sol* (ebenso), *Castanidium Murrayi, Castanopsis fragilis, Castanea globosa, Castanea amphora;*

Circoporus oxyacanthus (154,12) und *sexfuscinus* (154,14);

Challengeria xiphodon (154,17; auch in tieferen Schichten), *Protocystis Thomsoni* (runde, dünnschalige Formen der wärmeren Meeresgebiete), *Protocystis tridens* (auch in tieferen Schichten), *Protocystis Swirci* (154,18), *acornis* und *bicornis* (sämtliche auch in tiefen Schichten), *Protocystis Harstoni* (154,19; mehr vereinzelt auch in tieferen Schichten), *Heliochallengeron Channeri* (154,20; vereinzelt auch in tieferen Schichten), *Challengeron armatum*, dünnwandige Formen;

Challengeron trinacriae und *sacculus, Cadium marinum* (154,21); *Medusetta inflata* (154,22), *Euphysetta Lucani* (154,23), *Planktonetta atlantica* (154,24; wohl auch in tieferen Schichten);

Conchariuni asymmetricum, Conchellium capsula (nach Borgert 1907), *Conchidium terebratula* (154,33; vereinzelt in größeren Tiefen), *Conchidium rhynchonella* (154,34), *Conchidium argiope* (nach Borgert 1907), *Conchoceras caudatum* (154,35), *Conchocystis lenticula, Conchophacus diatomeus* (154,36).

C. Tuscarorenschicht, Schicht des Skotoplanktons (400—1500 m).

a) Pandorastufe (400—1000 m):

Aulographis pandora (154,2), *Aulographis stellata, Aulocceros arborescens, Aulokleptes flosculus, Aulokleptes ramosus, Aulographonium* (mehrere Formen), *Aulocoryne zetesios, Aulospathis variabilis monodon, Aulacantha scolymantha bathybia;*

Castanidium Hookeri, Castanidium antarcticum, ? Castanella Thomsoni (auch in den unteren Stufen der Challengeridenschicht), *Castanissa valdiviae, ? Castanidium Moseleyi, Castanea Henseni;*

Tuscarilla nationalis, Tuscaretta globosa, tubulosa und *passercula, Tuscarantha Luciae* (154,9);

Protocystis Tizardi (154,25), *Protocystis Balfouri, Protocystis Sloggetti* (154,26), *Protocystis micropelecus* (auch in höheren und tieferen Schichten).

b) *Aulospathis*-Stufe (1000—1500 m).

Aulospathis variabilis diodon, Aulospathis variabilis triodon (154,3), *Aulospathis pinus;*

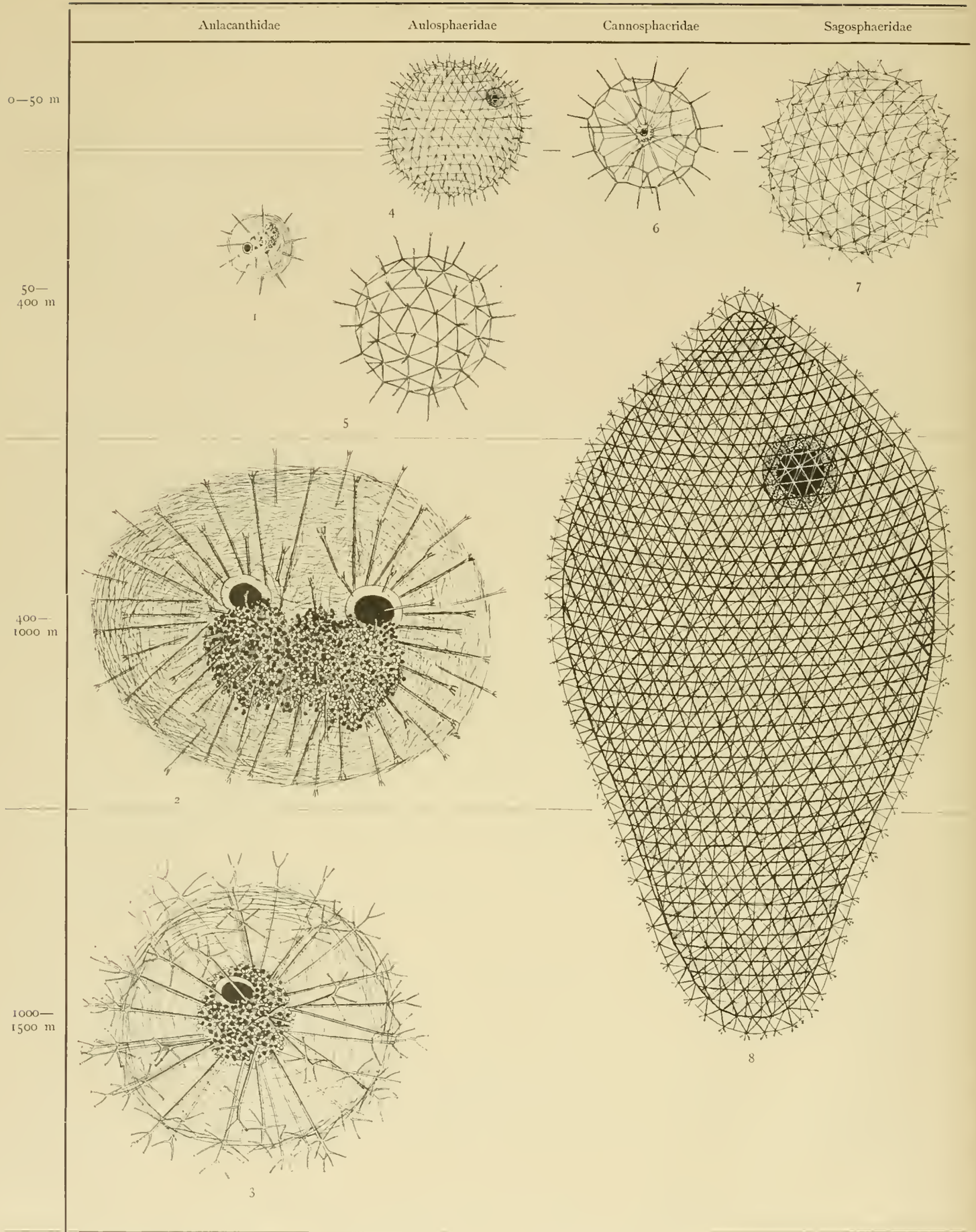
Castanella Sloggetti, Castanidium Apsteini (154,15), *Castanidium variabile antarcticum* und *fenestratum, ? Circocastanea margarita;*

Haeckeliana porcellana (154,13) und *irregularis, ? Circospathis sexfurca* (154,14);

Conchellium tridacna (154,39), *Conchopsis orbicularis* (154,40—41; auch in tieferen Schichten).

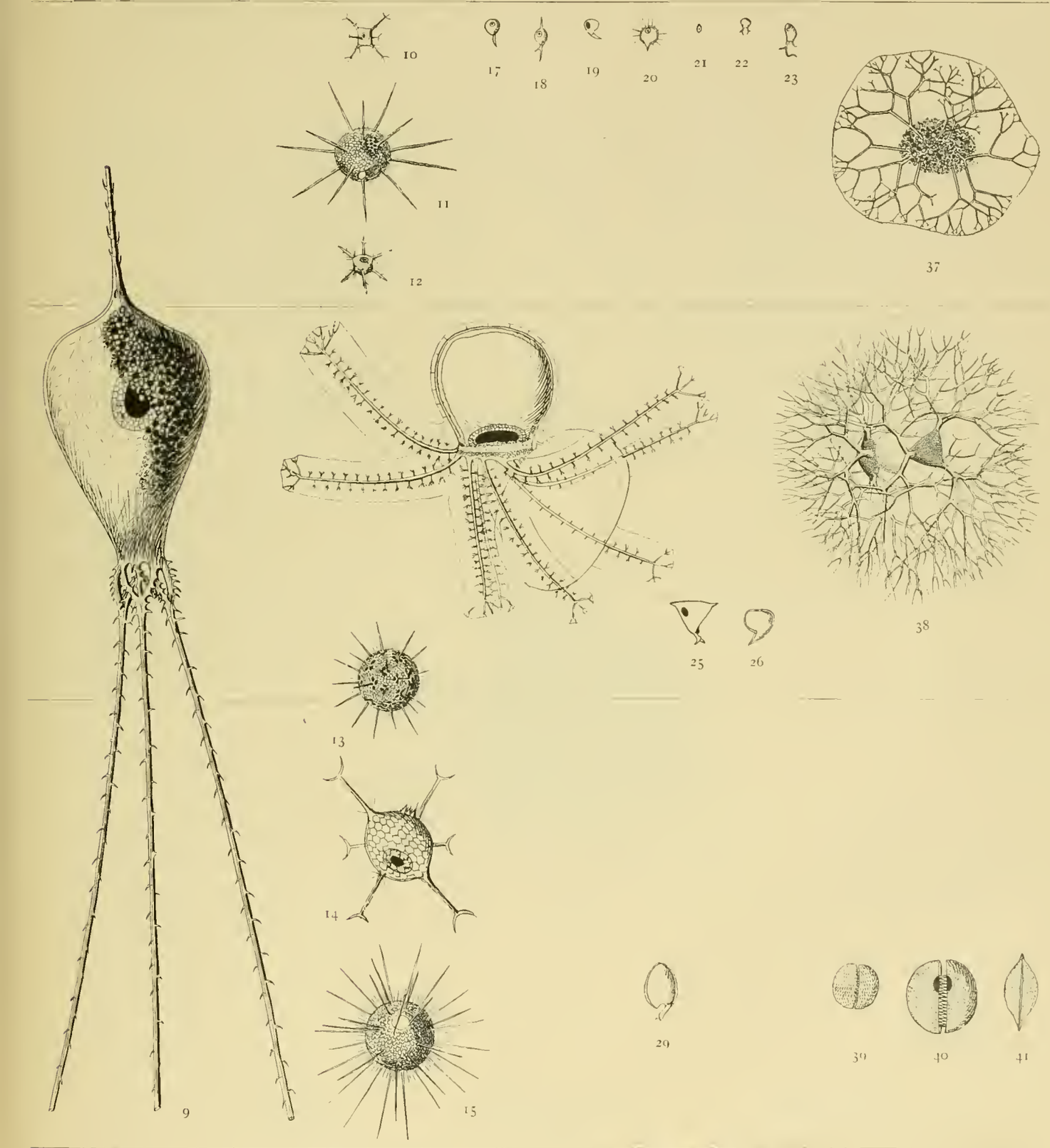
c) Beide Stufen (400—1500 m).

Oroscena regalis (155,2; auch in tieferen Schichten);



1 *Aulacantha scolymantha typica*
2 *Aulographis pandora*
3 *Aulospathis variabilis triodon*
4 *Auloscena pelagica*
5 *Aulosphaera labradoriensis*
6 *Cannosphaera antarctica*
7 *Sagoscena elegans*
8 *Sagenoarium Chuni*
9 *Tuscarantha Luciae*
10 *Circoporus sexfuscianus*
11 *Castanidium longispinum*
12 *Circoporus oxyacanthus*
13 *Haeckeliana porcellana*
14 *Circospathis sexfurca*
15 *Castanidium Apsteini*
16 *Porospathis holostoma*
17 *Challengeria xiphodon*
18 *Protocystis Swirei*
19 „ *Harstoni*
20 *Heliochallengeron Chunneri*
21 *Cadium marinum*
22 *Medusetta inflata*
23 *Euphysetta Lucani*
24 *Planktonetta atlantica*
25 *Protocystis Tizardi*
26 „ *Sloggetti*
27—28 *Challengeria Nares*
29 *Protocystis Thomsoni*
30 *Pharyngella gastrula*
31 *Porcupinia cordiformis*
32 *Cadium melo*
33 *Conchidium terebratula*

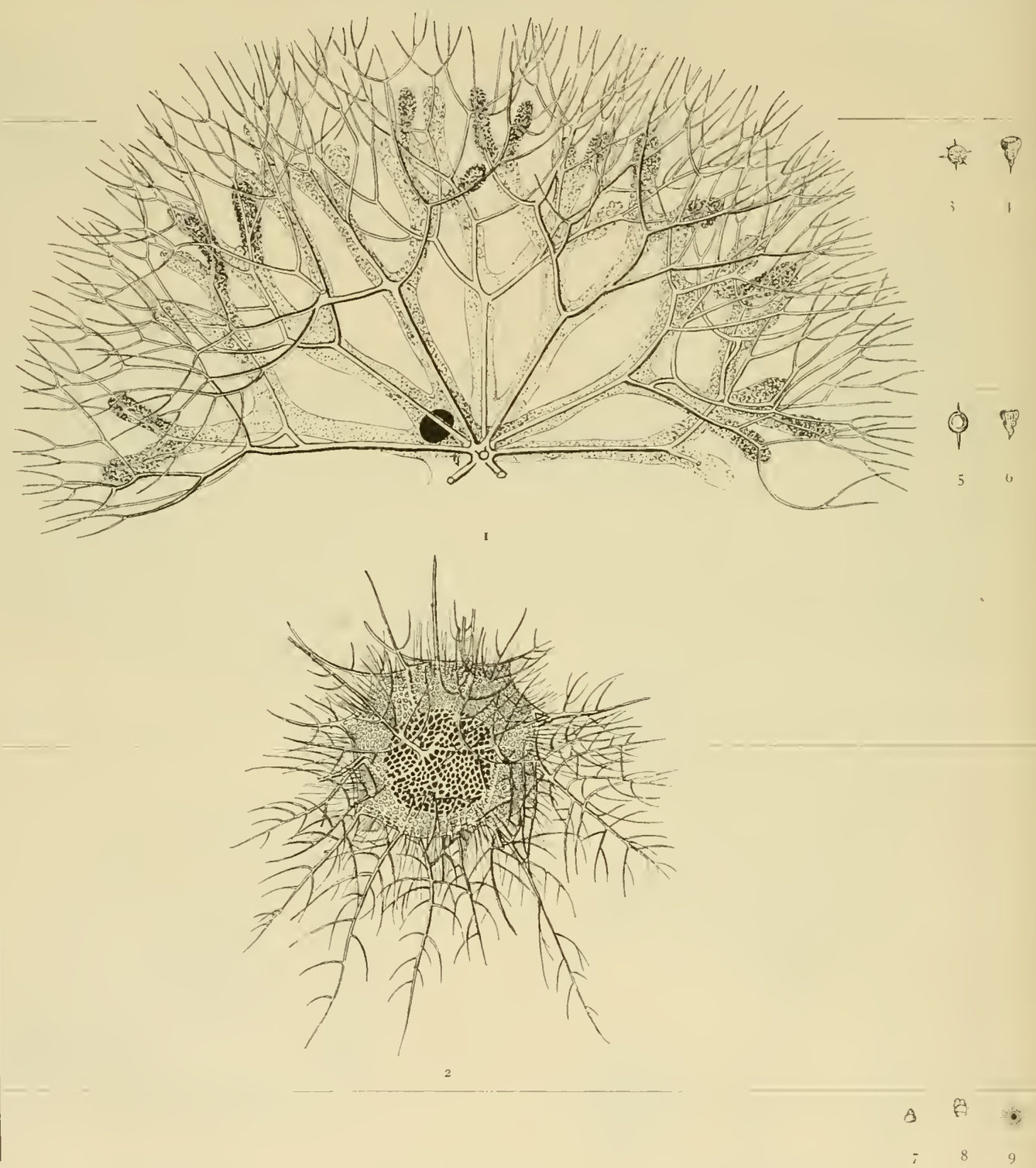
Fig. 154. Vertikalverbreitung



34 *Conchidium rhynchonella*
35 *Conchoceras caudatum*
36 *Conchophacus dintomeus*
37 *Coelodendrum spinosissimum*
38 „ *furcatissimum*
39 *Conchellium tridnena*
40—41 *Conchopsis orbicularis*
42 „ *pilidium.*

und Größe einiger Tripyleen.

Sphaerellaria und Cyrtellaria.



1 *Cytocladus tricladus*
2 *Oroscena regalis*
3 *Hexacontium pachydermum*
4 *Lamprocyclas intermedia*
5 *Xiphostylus dendrocopus*
6 *Plectopyramis polypleura*
7 *Peromelissa denticulata*
8 *Saccospyris antarctica*
9 *Acanthosphaera hirsutissima*

Fig. 155. Vertikalverbreitung und Größe einiger Spumellarien und Nassellarien.

Xiphostylus dendrocopus (155,5), *Ellipsoxiphium palliatum*, *Stylatractus carduus*, *Hexalodus dendrophorus*, *Plectopyramis polypleura* (155,6);

Porospathis holostoma;

Protocystis Thomsoni (154,29; ovale, derbwandige Formen), *Protocystis varians*, *Challengerosium Bethelli* (auch in tieferen Schichten), *Challengeron armatum*, dickwandige Formen (zum Teil in Fortpflanzung), *Challengerauium diodon*, *Entocannula infundibulum* (auch in tieferen Schichten), *Pharyngella gastrula* (jedoch mehr in tieferen Schichten);

? Euphysetta elegans.

D. Pharyngellenschicht, Schicht des Nyktoplanktons (1500—5000 m).

Oroscena regalis (auch in höheren Schichten);

Acanthosphaera hirsutissima (155,9; auch in höheren Schichten), *Stylatractus carduus* (ebenso), *? Saturnalis aureolatus*, *? Triceraspyris antarctica*, *Saccospyris antarctica* (155,8), *Peromelissa denticulata* (155,7; auch in höheren Schichten);

Vereinzelte Aulacanthiden (z. B. *Aulographis arcuata*, *Aulospathis variabilis triodon*);

Porospathis holostoma (154,16);

Challengeria Naresi (154,27—28), *Protocystis Thomsoni* (mehr vereinzelt), *Protocystis tridens* (vereinzelt), *Protocystis Swirei* (vereinzelt, zum Teil in Fortpflanzung), *Protocystis bicornis* (vereinzelt), *Protocystis Macleari*, *Protocystis tridentata*, *Protocystis Tizardi* (vereinzelt), *Protocystis micropelecus* (vereinzelt), *Protocystis Murrayi*, *Challengerosium Bethelli* (vereinzelt), *Heliochallengeron Channeri* (vereinzelt), *Entocannula infundibulum* (vereinzelt), *Pharyngella gastrula* (154,30), *Porcupinia cordiformis* (154,31), *Cadium melo* (154,32);

? Euphysetta elegans, *? Euphysetta amphicodon*;

Conchellium tridacna, *Conchidium terebratula* (vereinzelt), *Conchopsis orbicularis* (154,40—41) und *pilidium* (154,42).

Morphologische Anpassung.

In den vorhergehenden Kapiteln wurde gezeigt, daß eine sehr große, vielleicht sogar die größte Zahl speciell der tripyleen Radiolarien auf bestimmte Breiten und Tiefenregionen beschränkt ist, und gewisse Erscheinungen, so z. B. das häufige Auftreten von Krüppelformen und Monstrositäten in Grenzgebieten, weisen darauf hin, daß diese geographische Verteilung keine zufällige und gleichgültige ist, so wie etwa eine Herde auf einer großen, gleichmäßigen Weidefläche bald diesen, bald jenen Fleck oder Winkel einnimmt, sondern daß die Formen an bestimmte örtliche Verhältnisse (Temperatur, Nahrung u. s. w.) angepaßt sind.

Bei dem wunderbaren Formenreichtum, welcher gerade unsere Protozoengruppe auszeichnet, war nun zu erwarten, daß diese physiologische (innere) Anpassung auch in strukturellen Merkmalen zum Ausdruck kommt, daß ihr also auch eine morphologische (äußere) Anpassung entspricht, und in der That konnte zunächst für die Aulosphäriden und Sagosphäriden, dann aber auch für die meisten anderen Gruppen der Nachweis geliefert werden,

„daß eine ganze Reihe von Merkmalen deutliche Beziehungen zur Beschaffenheit des äußeren Mediums zeigt. Dahin gehörten die Größe und Grundform der Tiere, die Beschaffenheit des Weichkörpers und insbesondere der extrakalymmalen Sarkodehaut, die Maschenweite der Gitterschale und die Stärke und Dicke der Skelettteile, vor allem aber die Größen-, Anordnungs- und Strukturverhältnisse der Radialstacheln und ihrer Anhänge“ (1904 a).

Wie bei anderen wasserlebenden Organismen, kann auch bei den Radiolarien in erster Linie gezeigt werden, daß die Einrichtungen, welche das Schwebevermögen bedingen, in einem deutlich erkennbaren Abhängigkeitsverhältnis zur physikalischen Beschaffenheit des Mediums stehen und auf geringfügige Aenderungen der Temperatur und des Salzgehaltes des Wassers mit entsprechenden Variationen antworten. Auf diese Beziehungen soll hier vor allem genauer eingegangen werden.

Nach CHUN (1900, 1903) und WOLFGANG OSTWALD (1903 u. a. a. O.) kann die Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit eines im flüssigen Medium befindlichen Körpers von den physikalischen Faktoren durch die Formel dargestellt werden:

(Formel A) $$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Uebergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}}$$

Das Uebergewicht, d. h. die Differenz zwischen dem specifischen Gewicht des sinkenden Körpers (s) und dem der Flüssigkeit (in unserem Fall: ca. 1), ist eine variable Größe, welche von den Veränderungen der Temperatur und des Salzgehaltes abhängig ist, von ersteren allerdings in geringerem Maße, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt (OSTWALD).

Der Formwiderstand oder äußere Reibungswiderstand ist einerseits abhängig vom Volumen des Körpers, andererseits von seinem größten Querschnitt, d. h. seiner Vertikalprojektion oder Projektionsgröße, und zwar wächst er mit abnehmendem Volumen (v) und zunehmendem Querschnitt (q). Wir können also setzen:

$$\text{Formwiderstand} = \frac{(q)}{(v)},$$

wo durch die Klammern ganz allgemein angedeutet werden soll, daß die Koëffizienten q und v in der ersten oder in einer höheren positiven Potenz auftreten. Die Querschnitts- oder Projektionsgröße setzt sich speciell bei Planktonorganismen zusammen aus der Projektion des eigentlichen Körpers und aus derjenigen seiner Apophysen.

Die innere Reibung, specifische Zähigkeit oder Viskosität des flüssigen Mediums endlich nimmt sehr rasch ab mit steigender Temperatur (t), sie nimmt zu mit steigendem Salzgehalt (S), und wir können daher für eine salzhaltige Flüssigkeit setzen:

$$\text{innere Reibung} \quad \frac{(S)}{(t)}.$$

Wenn wir die so erhaltenen Werte in die Ostwald'sche Formel einsetzen und dabei die Abhängigkeit des Uebergewichts von Temperatur und Salzgehalt vernachlässigen, so erhalten wir die Gleichung:

(Formel B) $$\text{Sinkgeschwindigkeit} = (s-1) \cdot \frac{(v)}{(q)} \cdot \frac{(t)}{(S)}.$$

Der Körper wird schweben, wenn die Sinkgeschwindigkeit = 0 ist. Wir können also als Bedingung für das Schweben eines Körpers die Gleichung aufstellen:

$$(s-1) \cdot \frac{(v)}{(q)} \cdot \frac{(t)}{(S)} = \text{Min.}$$

oder:

$$\frac{1}{(s-1)} \cdot \frac{(q)}{(v)} \cdot \frac{(S)}{(t)} = \text{Max.}$$

oder, wie man auch sagen kann, = Constante.

Noch übersichtlicher wird die Formel, wenn man die einzelnen Koëffizienten mit den Indices k (Körper), a (Apophysen) und m (Medium) versieht. Wir erhalten dann als Bedingung für das Schweben eines Körpers:

(Formel C) $$\frac{1}{(s_k-1)} \cdot \frac{(q_k + q_a)}{(v_k)} \cdot \frac{(S_m)}{(t_m)} = \text{Const.}$$

Danach nimmt das Schwebevermögen zu mit steigendem Querschnitt und Salzgehalt, sowie mit vermindertem Uebergewicht und Volumen und mit sinkender Temperatur (1904 a, S. 594).

Mit anderen Worten und in anderer Reihenfolge ausgedrückt: auf eine Erhöhung der Temperatur und ein Sinken des Salzgehaltes haben die schwebenden Organismen mit einer Verringerung des Volumens, mit einer Vergrößerung des Querschnittes und mit einer Verminderung des Uebergewichtes zu reagieren. Sie werden also unter den angeführten physikalischen Verhältnissen die Neigung haben, a) durch Verringerung des Volumens (v_k), b) durch Vergrößerung des horizontalen Querschnittes (q_k), bezw. durch stärkere Wölbung der Seitenwandungen, und c) durch Bildung von Fortsätzen (q_a), welche in der Horizontalebene gelegen sind oder mit dieser nur kleine Winkel bilden, den Formwiderstand zu erhöhen, und d) Einrichtungen auszubilden, welche der Gewichtsersparnis dienen. Umgekehrt werden bei Erniedrigung der Temperatur und bei steigendem Salzgehalt diese vier Tendenzen zu Gunsten anderer Bedürfnisse zurücktreten können.

Bei verschiedenen Organismen sind bereits Untersuchungen in dieser Richtung angestellt worden, so bei den süßwasserbewohnenden Crustaceen und Rotatorien (Wesenberg-Lund u. a.) und bei mehreren marinen Gruppen, nämlich bei den Peridineen und Acantharien (s. unten). Bei den Süßwasserformen handelt es sich um den Gegensatz zwischen Sommer- und Wintergenerationen, bei den marinen Planktonorganismen um denjenigen von Warm- und Kaltwasserformen.

Was nun unsere Tripyleen anbelangt, so treten die Beziehungen zwischen den Größen- und Formverhältnissen und der physikalischen Beschaffenheit des Mediums weniger in einem Gegensatz zwischen den Arten und Rassen der warmen und kalten Meeresgebiete hervor als bei einer vergleichenden Betrachtung der Bewohner der verschiedenen Tiefenhorizonte. Es hängt diese Besonderheit der Tripyleen damit zusammen, daß sie im Gegensatz zu den phao- und knephoplanktonischen Peridineen und Acantharien großenteils ausgesprochene Tiefenbewohner sind und jedenfalls in vertikaler Richtung eine viel auffälligere Gliederung aufweisen, als in horizontaler.

a) Größe und b) Körperquerschnitt. In sehr auffälliger Weise macht sich beinahe in allen Tripyleengruppen der Gegensatz zwischen den kleinen Formen der warmen Oberflächenschichten und den großen Arten der kühleren und damit dichteren und zäheren Tiefenschichten geltend, und zwar lassen sich fast immer zwei Größenkategorien unterscheiden, nämlich die oberflächlichen Zwergformen und die tiefenlebenden Riesenformen. Hand in Hand mit diesen Größenunterschieden geht aber fast regelmäßig auch eine Verschiedenheit der Gesamtform und damit des Körperquerschnittes: die mehr oberflächlichen Zwergformen neigen zur Kugelgestalt und erreichen damit (da ein kugeliger Körper einen größeren Querschnitt als beispielsweise ein cylindrischer Körper von gleichem Volumen besitzt) auch eine Vergrößerung des Querschnittes; die großen Tiefenbewohner dagegen sind nicht an die kugelige Körperform gebunden, sondern nehmen, offenbar im Interesse eines erhöhten Steig- und Sinkvermögens, verschiedene abweichende Gestalten, so diejenige eines Ballons, einer Spindel oder einer senkrecht stehenden Scheibe an.

Unter den Aulacanthiden ist diejenige Form, welche am weitesten gegen die Oberfläche heraufkommt, nämlich *Aulacantha scolymantha typica* (S. 502, Textfig. 133, 134), gleichzeitig auch die kleinste, indem ihr Weichkörper nur einen Durchmesser von 0,5 bis höchstens 1,8 mm erreicht. Im Gegensatz dazu besitzt die in der Tuscarorenschicht heimische *Aulacantha scolymantha bathybia* (Textfig. 135) im natürlichen Zustand einen Durchmesser von 3—4 mm, und andere tiefenbewohnende Formen weisen noch erheblich größere Dimensionen auf. So fanden sich im „Valdivia"-Material vielkapselige *Aulospathis*-Exemplare mit einem Durchmesser von 7—8 mm.

Während *Aulacantha scolymantha typica* und die übrigen kleinen Formen eine ausgesprochen kugelige Gestalt besitzen (Textfig. 154,1) und auch die Tiefenformen, soweit sie nur eine Kapsel enthalten (*Aulacantha scolymantha bathybia*, die *Aulospathis*-Arten im vegetativen Zustand, Textfig. 154,3), die Kugelgestalt beibehalten, haben die dicystinen, tiefenlebenden *Aulographis*-, *Auloceros*- und *Aulokleptes*-Arten in mehr oder weniger ausgeprägter Weise eine ellipsoidische oder nierenförmige Gestalt angenommen (Textfig. 123; 154,2). Dabei dürfte allerdings weniger die Erhöhung des Steig- und Sinkvermögens eine Rolle spielen, wie z. B. bei der Formveränderung der tiefenlebenden Challengeriden und Conchariden, vielmehr möchte ich glauben, daß schon eine Vergrößerung des Körpers allein die regelmäßige Verdoppelung des Kerns und der Centralkapsel und damit den Uebergang zur bilateralen Symmetrie, also die Abweichung von der Kugelgestalt, begünstigt. Die starke seitliche Abplattung, welche man bei den größeren Aulacanthiden (*Aulographis pandora* u. a.) häufig findet, ist wohl als Kunstprodukt anzusehen, dagegen scheint mir die stark abgeplattete, zweilappige, veilchenblattähnliche Gestalt der in sehr

großen Tiefen (1000—1700 m) gefischten *Phaeocolla valdiviae* (Textfig. 152) dem natürlichen Zustand zu entsprechen und mit dem Steig- und Sinkvermögen zusammenzuhängen.

Unter den Aulosphäriden und Sagosphäriden besitzen diejenigen Formen, welche bis in die Schicht des Phaoplanktons heraufkommen *(Aulosphaera elegantissima, Auloscena pelagica, Aulastrum mirabile, Sagoscena elegans)* durchweg eine geringe Körpergröße und eine kugelige Gestalt. Speciell *Auloscena pelagica* (Textfig. 154,4) und *Sagoscena elegans* (Textfig. 154,7) gehören mit einem Durchmesser von 1,2—1,5 mm in eine ähnliche Größenklasse, wie die Zwergform von *Aulacantha scolymantha*. Von den meisten übrigen Formen steht die Vertikalverbreitung noch nicht fest, aber das Fehlen der großen, ballon- und spindelförmigen Typen in den Oberflächenfängen dürfte darauf hinweisen, daß auch innerhalb der Familien der Aulosphäriden und Sagosphäriden die größeren, vielgestaltigen Formen aus den Gattungen *Aulatractus*, *Sagenoarium* u. a. (Textfig. 154,8) den tieferen Regionen angehören und daß also auch hier mit wachsender Tiefe Volumen und Mannigfaltigkeit der Körperform eine Zunahme zeigen. In dieses Gesamtbild fügt sich auch *Cannosphaera antarctica* (Textfig. 154,6) ein, welche sich mit einem Durchmesser von nur 1,2—2 mm und mit ihrer kugeligen Gestalt als eine Bewohnerin der höheren Regionen, ja sogar der eigentlichen Oberflächenschichten zu erkennen giebt.

In der Gruppe der Phäocalpien lassen die Castanelliden weniger regelmäßige Verhältnisse erkennen. Allerdings finden sich, der Erwartung gemäß, von der am weitesten verbreiteten Form *(Castanidium variabile)* die kleinsten Exemplare mit einem Durchmesser von nur 0,3—0,35 mm in den obersten 200 m, aber andererseits ist es auffallend, daß gerade die größten Arten, nämlich *Castanea amphora* und *globosa*, welche einen Schalendurchmesser von 1,12 mm erreichen, nicht zu den ausgesprochenen Tiefenbewohnern gehören. Hier gilt offenbar wieder der Satz, daß nur innerhalb engerer Gruppen die Beziehungen zwischen Form und Medium deutlich hervortreten, und Aehnliches läßt sich auch für die nahe verwandten Circoporiden zeigen. Während nämlich in der Unterfamilie der Circoporinen z. B. der sehr kleine *Circoporus sexfuscinus* (Textfig. 154,10) noch in den Schichten oberhalb des 200 m-Horizontes vorkommt und von den großen Arten mindestens *Circospathis sexfurca* (Textfig. 154,14) eine ausgesprochene Tiefenbewohnerin zu sein scheint, sind die entfernter stehenden Häckelianinen (Textfig. 154,13) trotz ihrer verhältnismäßig geringen Größe entschieden skotoplanktonische Formen.

Für die dritte Gruppe der Phäocalpien, die Tuscaroriden, ist charakteristisch, daß nahezu sämtliche Glieder der Familie annähernd der nämlichen Größenklasse angehören. Offenbar hängt diese Erscheinung damit zusammen, daß, wenigstens nach den bisherigen Daten, alle Arten und Unterarten ungefähr in der nämlichen Tiefenstufe (400—1000) vorkommen (vergl. Syst. Teil, S. 210).

Ganz besonders deutlich treten die Beziehungen zwischen Größe, Form und Medium in der Familie der Challengeriden hervor (1904, S. 133 ff.; 1906, S. 273 ff.). Wenn man alle diejenigen Formen, welche nach dem vorliegenden Material in ausgesprochener Weise bestimmte Schichten bevorzugen und so als „Leitformen“ für die einzelnen Horizonte angesehen werden können, zusammenstellt, so ergiebt sich auf den ersten Blick ein regelmäßiges Verhältnis, insofern den drei von den Challengeriden bewohnten Schichten auch drei Größenordnungen entsprechen:

		Länge des Schalendurchmessers (ohne Peristom)	Durchschnittliche Länge
II. Stufe:	*Ch. xiphodon* (154,17)	0,09—0,13	0,110
Challengeridenschicht	*P. Swirei* (154,18)	0,06—0,15	0,105
50—400 m	*P. Harstoni* (154,19)	0,13—0,18	0,155
III. Stufe:	*Ch. Bethelli*	0,18—0,25	0,215
Tuscarorenschicht	*P. Sloggetti* (154,25)	0,2 —0,3	0,250
400—1500 m	*P. Tizardi* (154,26)	0,22—0,33	0,275
IV. Stufe:	*Pharyngella gastrula* (154,30)	0,3 —0,36	0,330
Pharyngellenschicht	*P. Thomsoni* (154,29)	0,3 —0,4	0,350
1500—5000 m	*P. Naresi* (154,27—28)	0,5 —0,65	0,575

Es geht aus dieser Tabelle ohne weiteres hervor, daß mit zunehmender Tiefe im großen ganzen auch der Schalendurchmesser wächst. Ein besonders drastisches Beispiel hierfür bilden die beiden Arten der Gattung *Challengeria*: *Ch. xiphodon* (154,17) eine der verbreitetsten und häufigsten Challengeriden, ist mit einen Schalendurchmesser von 0,09 bis 0,13 mm eine ganz überwiegend knephoplanktonische Form, während *Ch. Naresi* (154,27—28), deren Schalenhöhe 0,5—0,65 mm beträgt, in ausgesprochener Weise dem Nyktoplankton angehört.

Ebenso wie die Größe, so ist auch die Schalenform der Challengeriden von der Tiefenverbreitung abhängig. Dies ist freilich nur innerhalb gewisser Grenzen nachweisbar, nämlich dann, wenn man ähnliche, im System sich näher stehende Formen miteinander vergleicht. Es stellt sich dann heraus, daß die Oberflächenformen mit Vorliebe die Kugelgestalt aufweisen, während die entsprechenden Tiefenformen im Interesse der Erleichterung der vertikalen Ortsbewegung seitlich abgeplattete Gehäuse bevorzugen. So zeigen z. B. die kleineren Exemplare von *Challengeria xiphodon* eine ausgesprochene Kugelgestalt, zuweilen sogar die bei den Tripyleen seltene Form einer oben und unten abgeplatteten Kugel (Taf. XLIX, Fig. 380), während *Ch. Naresi* durch eine starke seitliche Abplattung und eine kielförmige Verjüngung des Schalenrandes ausgezeichnet ist (Textfig. 141). Aehnliches findet man bei zwei anderen Arten, welche ihrer äußeren Erscheinung nach ebenfalls ein zusammengehöriges Paar bilden, nämlich bei *Protocystis tridens*, welche vorzugsweise die Challengeridenschicht bewohnt, und bei *P. Thomsoni*, die besonders zahlreich in den tieferen Regionen des Skoto- und Nyktoplanktons zu Hause ist. Ein weiteres Paar bilden die kleine, knephoplanktonische *P. Harstoni* (S. 525, Textfig. 150) mit nur wenig seitlich abgeplatteter Schale und die große, skotoplanktonische *P. Sloggetti* (Textfig. 149), deren Schale stark zusammengepreßt ist. Wie gesagt, gelten aber solche Vergleiche im allgemeinen nur, wenn man näher zusammengehörige Formen ins Auge faßt, die Beziehungen werden dagegen natürlicherweise undeutlicher, wenn man entfernter stehende Arten heranzieht. Es zeigt sich dann, daß auch einzelne Bewohner der Challengeridenschicht eine seitlich abgeplattete, linsenförmige Gestalt besitzen, z. B. *Heliochallengeron Channeri* (Taf. LI, Fig. 414), und daß umgekehrt Formen, die in sehr großen Tiefen angetroffen werden, eine geradezu vollendete Kugelgestalt aufweisen können, z. B. *Protocystis Murrayi* und einige nahestehende Formen (Taf. L, Fig. 407 bis 409, 411).

Bezüglich der nächsten Verwandten der Challengeriden, der Medusettiden, liegen nur wenige genaue Tiefenangaben vor, doch läßt sich so viel sagen, daß wenigstens die dünnschaligen,

annähernd kugeligen Zwergformen (*Medusetta inflata* 154,22, *Euphysetta Lucani* 154,23) in den Oberflächenschichten zu Hause sind. Die großen Planktonetten (154,24) scheinen in etwas tieferen Horizonten verbreitet zu sein.

Verhältnisse, welche den bei den Challengeriden beschriebenen in weitgehendem Maße analog sind, finden sich bei den Conchariden (1904, S. 136). Auch hier zeigen die knephoplanktonischen und die skotoplanktonischen Formen beträchtliche Größenunterschiede — man vergleiche *Conchidium rhynchonella* (154,34) mit einem Schalendurchmesser von 0,15 und *Conchopsis pilidium* (154,42) mit einem solchen von 0,78—0,95 mm! — und andererseits weisen die vorzugsweise oberflächenbewohnenden Arten aus den Gattungen *Conchidium* und *Conchoecras* (154,33—35) eine nahezu sphärische oder wenigstens stark gewölbte Schalengestalt auf, während die tiefenlebenden *Conchopsis*-Arten, ähnlich wie *Challengeria Naresi*, seitlich abgeplattete Schalen mit kielförmig verjüngtem Rande besitzen (vergl. S. 514, Textfig. 143). Auch bei den Conchariden sind freilich Ausnahmen festzustellen: so besitzen die beiden ausgesprochen knephoplanktonischen Arten *Conchocystis lenticula* und *Conchophacus diatomeus* (153,36) linsenförmige Schalen, während das nyktoplanktonische *Conchellium tridacna* (153,39) eine nahezu sphärische oder aprikosenförmige Gestalt aufweist. Mag sich nun der Widerspruch zum Teil dadurch aufklären, daß die beiden erstgenannten Arten flach im Wasser liegen und so der Richtung der Schwerkraft ihre größte Fläche bieten [1]), oder mögen andere Verhältnisse in Betracht kommen, jedenfalls handelt es sich nur um Ausnahmen von unserer Regel. Daß aber solche Ausnahmen vorkommen, ist ebensowenig zu verwundern, wie die Thatsache, daß nicht alle arktischen Landtiere weiß und nicht alle pelagischen Formen durchsichtig und farblos sind, trotzdem Pigmentlosigkeit und Durchsichtigkeit als hervorstechende generelle Charaktere der arktischen bezw. der pelagischen Tierwelt bezeichnet werden können.

Was endlich die Cölodendriden anbelangt, so ist als einzige positive, unseren Punkt betreffende Thatsache zu konstatieren, daß speciell in der Gattung *Coelodendrum* die kleinen Arten, *C. ramosissimum* und *spinosissimum* (154,37), noch sehr häufig oberhalb des 200 m-Horizontes angetroffen werden, während das größere *C. furcatissimum* (154,38) nach den bisher vorliegenden Beobachtungen nur in der Antarktis den Oberflächenschichten nahekommt. Ueber den Aufenthalt der anderen, gestaltenreichen Gruppen der Cölodendriden ist leider nur wenig bekannt (vergl. Syst. Teil, p. 359).

Werfen wir noch einen kurzen Blick auf die übrigen, im Systematischen Teil besprochenen Radiolariengruppen, so läßt sich hier vorläufig noch wenig über die Giltigkeit unserer Regel sagen, da wir in der Kenntnis der Vertikalverbreitung dieser Abteilungen noch nicht über die allerersten Anfänge hinausgekommen sind. Noch mehr allerdings, als für die Tripyleen, scheint für die Spumellarien und Nassellarien der Satz Giltigkeit zu haben, daß die Beziehungen zwischen Größe, Form und Medium jeweils nur bei Betrachtung einer engeren Gruppe deutlich hervortreten und daß in den verschiedenen Abteilungen von den einzelnen Mitteln zur Erhöhung der Schwebfähigkeit in sehr verschiedenem Maßstab und in wechselnden Kombinationen Gebrauch gemacht wird. So konnten zunächst innerhalb der Familien der Astrosphäriden, Stylosphäriden und Lamprocycladiden einige Hinweise auf das Bestehen

1) Wie dies Borgert auch für die *Conchopsis*-Arten annimmt (s. S. 514).

derartiger Beziehungen gefunden werden. Bis zu welchem Grade aber jede Formengruppe ihre eigenen Wege geht und wie wenig es möglich ist, von einer Radiolarienabteilung auf die übrigen Rückschlüsse zu machen, wird am besten durch die Thatsache illustriert, daß die größte bisher bekannte Radiolarienform, *Cytocladus* (155,1) in zwei Fällen oberhalb des 200 m-Horizontes angetroffen wurde, wobei in einem (DOFLEIN'schen) Fall allerdings die besonderen in der Sagamibucht herrschenden Auftriebsverhältnisse eine Rolle spielen mögen. Am besten fügt sich *Orvoscena regalis* (155,2) den bei den Tripyleen gemachten Erfahrungen ein, indem sie, was Körpergröße und Massigkeit des Skelettes anbelangt, mit zahlreichen in den gleichen Horizonten vorkommenden Formen aus dieser Radiolariengruppe übereinstimmt.

c) Bildung von Fortsätzen. Bekanntlich spielt bei den Organismen des Phytoplanktons, bei den Diatomaceen und Peridineen, die Entfaltung von Schwebeapparaten in Gestalt von Borsten und stachelartigen Apophysen eine große Rolle, und durch die letzten Expeditionen konnten in der That auch engere Beziehungen zwischen dem Ausbildungsgrad dieser Anhänge und der Beschaffenheit des Mediums nachgewiesen werden. So unterscheiden sich, worauf CHUN (1900, S. 74) hinweist, nach SCHÜTT die Ceratien des kalten polaren Wassers durch ihre monotone, einfache und plumpe Gestalt von ihren oft bizarr gestreckten oder durch mächtig entwickelte Fortsätze ausgezeichneten Verwandten aus warmen Meeresgebieten; ebenso hat SCHIMPER darauf aufmerksam gemacht, daß in dem wärmeren, weniger salzhaltigen Guineastrom vorzugsweise die mit fallschirmartigen Schwebevorrichtungen ausgestatteten Peridineenformen, sowie vor allem auch Ceratien mit monströs langen Hörnern auftreten, während in den Aequatorialströmen Formen mit sehr kurzen Fortsätzen und relativ mangelhaft entwickelten Schwebevorrichtungen vorwiegen (CHUN, 1900, S. 73); und endlich konnte KARSTEN (1907, S. 458 f.) zeigen, daß in dem durch höhere Temperatur, geringere Salinität und demnach geringere Dichte ausgezeichneten Indik die langgehörnten Ceratien mächtigere Hörner als im Atlantik besitzen.

Angesichts der kräftigen Entfaltung, welche die radiären Apophysen bei so vielen Radiolarien aufweisen, schien zunächst die Erwartung nicht unberechtigt zu sein, daß auch bei ihnen der Ausbildungsgrad der Radialstacheln in ähnlicher Weise einen Index für die physikalische Beschaffenheit des Mediums darstelle, wie dies bei den Peridineen der Fall ist. In der That hat POPOFSKY (1904, 1904a) speciell für die Acanthometren angegeben, daß verschiedene Formen im Atlantik längere Stacheln besitzen als im Mittelmeer, dessen Wasser einen größeren Salzgehalt und damit ein höheres specifisches Gewicht besitzt, und Aehnliches scheint nach POPOFSKY (1907) auch für die Acanthophrakten zu gelten.

Weniger einfach liegen aber offenbar die Verhältnisse bei den Tripyleen. Hier sind die Radialstacheln, entgegen der Auffassung früherer Forscher, weder ursprünglich noch allgemein als Schwebeeinrichtungen ausgebildet, vielmehr dienen sie ja in erster Linie als Stützapparate für die extrakalymmale Sarkodehaut und für das Calymma und sind als solche vollkommen vom Weichkörper eingeschlossen. Eine Vergrößerung der Körperoberfläche und damit des Formwiderstandes wird also in den meisten Fällen nicht durch einfache Verlängerung der Apophysen herbeigeführt, sondern zunächst nur indirekt durch die Radialstacheln vermittelt, insofern die von ihnen ausgespannt gehaltene Sarkodehaut bei Volumverminderungen des Weichkörpers zwischen den Spitzen der Radialstacheln Einbuchtungen erfahren kann, so daß zunächst ein facettiertes Oberflächenrelief zu stande kommt (vergl. z. B. S. 502,

Textfig. 135). Erst wenn diese Einbuchtungen sehr tief werden und gleichzeitig eine konstantere Form bekommen, und wenn sich also die Weichkörpersubstanzen scheidenartig um die Spitzen der Radialstacheln herumlegen (Textfig. 129, 130), kann man davon sprechen, daß die letzteren selber den Charakter von Schwebeapparaten anzunehmen beginnen. Im ganzen pflegt aber für eine Vergrößerung der Oberfläche nicht, wie bei den Acantharien und Peridineen, die Länge der radiären Skelettelemente, sondern viel eher ihre Zahl, ihre einseitige Anordnung, der gegenseitige Abstand und die Beschaffenheit der Terminalbildungen in Betracht zu kommen. In vielen Fällen werden allerdings die Radialstacheln nicht einmal bei geringer Zahl und einseitiger Gruppierung geeignet sein, den Formwiderstand und das Schwebevermögen zu erhöhen, dann nämlich, wenn sie vorwiegend an den Polen lokalisiert sind, wie bei manchen Tuscaroren (Textfig. 154, 9) und Medusettiden (Taf. LIII, Fig. 438), oder aber, wenn sie ausschließlich in einer, die Schwerkraftsrichtung enthaltenden Meridianebene verteilt sind, wie z. B. bei *Heliochallengeron Channeri* (Taf. LI, Fig. 414) oder *Challengeron armatum* (Taf. LI, Fig. 419; Textfig. 142). Auch die stachelartigen Apophysen mancher oberflächenbewohnender Conchariden möchte ich nicht mehr, wie ich dies früher getan habe (1904, S. 136) und wie es auch von seiten Borgert's (1907, S. 227) geschehen ist, als Schwebeapparate im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern eher als Balancierapparate deuten.

Als ein weiterer Unterschied, welcher zwischen den Tripyleen einerseits und den Peridineen und Acantharien andererseits besteht, kommt, wie schon oben erwähnt wurde, in Betracht, daß die beiden letzteren Gruppen vorwiegend die Oberflächenschichten bewohnen und daß sich also bei ihnen die differenzierende Wirkung des Mediums ausschließlich bei horizontalem Uebergang von einem Meeresteil in den anderen geltend macht, während bei den meisten Tripyleen als ausgesprochenen Tiefenbewohnern die physikalischen Verschiedenheiten der übereinander liegenden Tiefenhorizonte einen größeren Einfluß auf die Formgestaltung ausüben.

So bin ich denn bei den Tripyleen nur in einzelnen Fällen auf Formen gestoßen, welche, ähnlich wie manche Peridineen und Acantharien bei allmählichem, horizontalem Fortschreiten aus den Warmwassergebieten in die Kühl- und Kaltwasserregionen eine entsprechende Veränderung des Schwebeapparates erkennen lassen. Es sei hier vor allem auf *Aulosphaera bisternaria* verwiesen, deren Radialstacheln in den Oberflächenschichten der tropischen Meere eine mehr ährenförmige, in den kalten Meeresgebieten eine doldenförmige Anordnung der Terminalbildungen aufweisen (1904 a, S. 607; Syst. Teil, S. 114 f., Taf. XII, Fig. 113—119, sowie dieser Teil, S. 503, Textfig. 136). In der Regel tritt aber bei den Tripyleen der Gegensatz deutlicher hervor, wenn man einerseits die Formen des wärmeren Oberflächenwassers, andererseits die ausgesprochenen Tiefenbewohner derselben Meeresregionen ins Auge faßt.

Schon die bekannteste aller Tripyleen-Arten, *Aulacantha scolymantha*, kann hier als Beispiel herangezogen werden. Während nämlich bei den kleinen Oberflächenformen (S. 502, Textfig. 133) die Nadeln, nur von einer dünnen Sarkodescheide umhüllt, frei über den Weichkörper hervorragen und so offenbar eine bedeutende Erhöhung des Formwiderstandes bedingen, ist bei der Mehrzahl der großen Tiefenexemplare der dichte Stachelwald vom Weichkörper vollkommen eingeschlosen, so daß zwischen den Stachelspitzen nur verhältnismäßig seichte Einbuchtungen entstehen können (Textfig. 135).

Fast noch schöner treten die Gegensätze bei den Aulosphäriden und Sagophäriden hervor. Bei den Formen des warmen Oberflächenwassers sind die schlanken, mit etagenförmig angeordneten Astquirlen ausgestatteten und nur von einer dünnen Plasmascheide bedeckten Radialstacheln in ausgesprochener Weise als Schwebeapparate ausgebildet, während in den kühleren, dichteren Tiefenschichten ebenso wie in den Kaltwassergebieten die stützende Funktion der radiären Skelettelemente vielfach ausschließlich erhalten bleibt, bezw. zu höchster Ausbildung gelangt ist. Man vergleiche auf der einen Seite *Aulosphaera elegantissima* (Taf. VII, Fig. 123 u. 124; Textfig. 132), *Aulastrum mirabile* (Taf. XIV, Fig. 141 u. 142), *Auloscena pelagica* (Taf. XIII, Fig. 137; Textfig. 129), *Sagoscena elegans* (Taf. XV, Fig. 151; Textfig. 130) und andere Formen, welche wohl sämtlich, worauf schon die zierliche Beschaffenheit des Skelettes hinweist, phao- oder doch wenigstens knephoplanktonischen Charakters sind, auf der anderen Seite *Auloscena verticillus* (Taf. XIII, Fig. 136; Textfig. 110) und *Sagenoscena irmingeriana* (Taf. XVII, Fig. 159 u. a.) und die mannigfach gestalteten, derber gebauten, zweifellos tiefenbewohnenden Verwandten dieser beiden Arten.

Auch unter den Castanelliden bewohnen die Formen mit verhältnismäßig wenigen, langen Hauptstacheln, zwischen deren Spitzen die Weichkörperoberfläche tiefere Einbuchtungen erfahren kann (*Castanidium sol*, Taf. XXXVI, Fig. 273, *C. Murrayi*, Taf. XXXVI, Fig. 274, *C. longispinum*, Taf. XXXVII, Fig. 285), im allgemeinen mehr die oberen Horizonte (Schicht des Knephoplanktons), während die Formen mit einem dichten Stachelwald (*Castanidium Apsteini*, Taf. XXXV, Fig. 272) oder mit einem Besatz von kurzen Nebendornen (*Castanella Sloggetti*, Taf. XXXIV, Fig. 260, 261), bei welchen also die Weichkörperoberfläche eine mehr gleichmäßige Rundung aufweist, vorwiegend in tieferen Regionen (Schicht des Skotoplanktons) vorzukommen scheinen. Doch läßt sich diese Unterscheidung nicht in der ganzen Gruppe durchführen: denn einerseits ist die Zahl der Beobachtungen noch zu gering, um die Vertikalverbreitung der einzelnen Formen mit Sicherheit feststellen zu können, auf der anderen Seite werden von den verschiedenen Gruppen verschiedene Mittel zur Erhöhung der Schwebefähigkeit bevorzugt, und es gilt auch hier der Satz (1904 a, S. 606), „daß wir insbesondere dann die Beziehungen zwischen Skelettstruktur und Beschaffenheit des Wassers klar hervortreten sehen, wenn wir nächstverwandte, zu einer engeren Gruppe, also zu einer Großart oder Gattung gehörige Formen miteinander vergleichen".

Angesichts der Kompliziertheit des ganzen zwischen Form und Medium bestehenden Verhältnisses (s. S. 560) und angesichts des Umstandes, daß bei den einzelnen Gruppen die Schwebefähigkeit auf sehr verschiedenem Wege erreicht wird — eine Erscheinung, die nach HENSEN und KARSTEN auch bei den Diatomeen deutlich hervortritt (KARSTEN, 1905, S. 18) — kann es nicht überraschen, wenn die extremste Entwickelung einzelner Radialstacheln zu Schwebeapparaten nicht bei Bewohnern des oberflächlichen Warmwassers, sondern gerade bei tiefenlebenden Kühl- und Kaltwasserformen, nämlich bei den Tuscaroren, stattgefunden hat. Freilich dürften bei der Entfaltung dieser außerordentlich langen, nur von einer dünnen Plasmascheide überzogenen Apophysen nicht bloß die statischen Bedürfnisse, sondern auch diejenigen der Nahrungsaufnahme eine wesentliche Rolle gespielt haben. Wenigstens liegt die Vermutung nahe, daß in den von den Tuscaroren bewohnten Schichten die Nahrung eine spärlichere ist, als in den höher liegenden Horizonten, und daß daher in den ersteren auf die Ausbildung von besonderen Fangapparaten ein größerer Wert gelegt wird.

Ob bei den großen Medusettiden, insbesondere bei den Planktonetten und deren nächsten Verwandten, sowie bei den griffeltragenden Cölodendriden ähnliche Verhältnisse gelten, oder ob hier vielleicht engere Beziehungen zwischen der Ausbildung der Schwebeapparate und der physikalischen Beschaffenheit des Mediums bestehen, läßt sich mit Hilfe der dürftigen Mitteilungen, welche uns bezüglich der Vertikalverbreitung aller dieser Formen zur Verfügung stehen, bis jetzt nicht feststellen.

Ein Blick auf die übrigen Radiolariengruppen läßt die Erwartung gerechtfertigt erscheinen, daß bei genauerer Kenntnis ihrer Verbreitungsverhältnisse ähnliche Beziehungen zwischen der Ausbildung des Schwebeapparates und der physikalischen Beschaffenheit des Mediums ermittelt werden, wie bei den Acantharien und Tripyleen. Es sei nur auf ein Beispiel hingewiesen. Unter den zu den Spumellarien gehörigen Astrosphäriden sind die mit wenigen, langen Radialstacheln bewehrten Formen, z. B. die *Cladococcus*-Arten, soviel bis jetzt bekannt ist, Oberflächenbewohner, und zwar sind sie nach den Untersuchungen von H. Mast ausschließlich in den warmen Meeresgebieten zu Hause. Dagegen scheinen die zur gleichen Gruppe gehörigen Acanthosphären, welche gleichmäßig mit einem dichten Wald von Nebendornen bedeckt sind (Taf. LXXXIII, Fig. 574), zum Teil wenigstens ausgesprochene Tiefenformen zu sein. Es tritt also innerhalb der Familie der Astrosphäriden ein ähnlicher morphologischer Gegensatz zwischen den Oberflächen- und Tiefenbewohnern hervor, wie beispielsweise bei den Aulacanthiden und Castanelliden.

d) Gewichtsverhältnisse. Wenn auch über die Gewichtsverhältnisse der einzelnen Weichkörperteile der Radiolarien nur sehr wenig bekannt ist und im wesentlichen nur auf die Beobachtungen Brandt's (s. S. 510) hingewiesen werden kann, so geht doch schon aus der Thatsache, daß die leeren Skelette im Meerwasser zu Boden sinken, mit Sicherheit hervor, daß jedenfalls die Skelettsubstanz schwerer als das letztere ist, und so wird man keinen Fehler begehen mit der Annahme, daß das specifische Gewicht des Körpers und damit also auch die Schwebefähigkeit sehr wesentlich von der Massenentwickelung des Skelettes abhängig ist. Man wird also auch zu erwarten haben, daß deutliche Beziehungen zwischen der physikalischen Beschaffenheit des Mediums und der Massenentwickelung der Skelettsubstanz bestehen, und thatsächlich tritt nicht bloß bei den Tripyleen, sondern auch bei anderen Radiolariengruppen in unzweideutiger Weise das Verhältnis hervor, daß die Bewohner des wärmeren, dichteren Oberflächenwassers ein zierlicheres, die Tiefenformen ein derberes Skelett besitzen. Bei Formen mit gehäuseförmigem Hauptskelett äußert sich dies Verhältnis im wesentlichen in der Verschiedenheit der Wanddicke der Schale, bei denjenigen Tripyleengruppen dagegen, deren Skelett aus hohlen Stacheln oder Balken zusammengesetzt ist, stellt die Wanddicke dieser letzteren Skelettelemente den variabeln Faktor dar.

Am deutlichsten treten die Beziehungen zwischen dem Aufenthaltsort und der Skelettstruktur wiederum bei den Challengeriden, bei den kleineren Medusettiden und den Conchariden hervor. So wurde z. B. von *Protocystis Thomsoni* (Taf. XLIX, Fig. 388, 389), wenigstens in den warmen Meeresgebieten, die derbwandige Varietät nur in sehr großen Tiefen, die dünnschalige in beträchtlich höheren Horizonten angetroffen, wogegen allerdings in den kalten Meeresgebieten, entsprechend der größeren Gleichmäßigkeit speciell der Temperaturverhältnisse, beide Formen nebeneinander in verschiedenen Tiefenhorizonten gefunden wurden. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei

Challengeron armatum (Taf. LI, Fig. 419, 420; Textfig. 142), welches wenigstens im Indik beim Uebergang in tiefere Schichten eine augenscheinliche Zunahme der Schalendicke und also die Bildung vertikaler Unterarten erkennen läßt (1904, S. 136; Syst. Teil, S. 276), und vermutlich werden spätere Untersuchungen auch für die Riesin unter den Challengeriden, für *Challengeria Naresi* (Taf. XLVIII, Fig. 370; Taf. XLIX, Fig. 377), derartige Regelmäßigkeiten hervortreten lassen.

Auch unter den kleinen Medusettiden scheinen die dünnschaligen Arten (*Euphysetta Lucani, Medusetta inflata*, Taf. LIII, Fig. 436, 437) vorzugsweise die oberflächlichen, die Formen mit dicker, durch ein quadratisches Leistenwerk verstärkter Schale (*Euphysetta elegans* und *amphicodon*, Fig. 435, 440) die tieferen Regionen zu bewohnen, und unter den Conchariden läßt sich der gleiche Gegensatz nachweisen, insofern die Oberflächenformen großenteils dünnwandige, einige Tiefenbewohner (*Conchellium tridacna, Conchopsis pilidium*) dagegen sehr derbwandige Schalen besitzen. (Ueber die Tuscaroriden vergl. Syst. Teil, S. 190.)

Was die Tripyleen mit hohlen Stacheln und Skelettbalken, speciell die Aulosphäriden, anbelangt, so ist leider zur Zeit die Vertikalverbreitung der einzelnen Formen noch nicht genügend klargelegt, um die Beziehungen zwischen Aufenthalt und Schalenstruktur deutlich hervortreten zu lassen. Immerhin kann so viel gesagt werden, daß wenigstens diejenigen Formen, für welche ein phaoplanktonisches Vorkommen wirklich erwiesen ist (*Aulosphaera elegantissima*, Textfig. 132, *Auloscena pelagica*, Textfig. 129), ein zartes Skelett mit dünnen Balkenwandungen besitzen, während die Arten mit derben, dickwandigen und daher vielfach gelblich erscheinenden Skelettelementen (*Aulosphaera robusta*, Taf. XI, Fig. 110, *Auloscena robustissima*, Taf. XIII, Fig. 134, *Auloscena atlantica*, Taf. XIII, Fig. 132) bisher nur in tiefer gehenden Vertikalnetzzügen erbeutet worden sind.

In besonders schöner Weise tritt die Derbschaligkeit der Tiefenformen in den Gruppen der Sphärellarien und Cyrtellarien hervor. Trotzdem die Kenntnis dieses für die Tiefseeforschung neugewonnenen Gebietes erst in den Anfängen begriffen ist, und trotzdem das vorliegende Schließmaterial noch sehr große Lücken aufweist, kann doch schon mit großer Wahrscheinlichkeit der Satz aufgestellt werden, daß auch unter den Sphärellarien und Cyrtellarien die Oberflächenbewohner im großen ganzen zierliche, dünnschalige, die Tiefenformen dagegen sehr derbwandige, zum Teil sogar unverhältnismäßig grobe und plumpe Skelette besitzen. Es sei hier vor allem auf die Astrosphäridengattung *Acanthosphaera* (Taf. LXXXIII, Fig. 574, 575), auf die Stylosphäridengattung *Ellipsoxiphium* (Taf. LXXXIV, Fig. 587), auf die Gruppe der Lamprocycladiden (Taf. LXXXV, Fig. 593, 596) und auf die beiden antarktischen Tiefenformen *Saccospyris antarctica* (Taf. LXXXIV, Fig. 591) und *Peromelissa denticulata* (Taf. LXXXIV, Fig. 590) hingewiesen. Angesichts dieser Regelmäßigkeit scheint mir der Verdacht zu bestehen, daß die zahlreichen derbwandigen Sphärellarien und Cyrtellarien, welche im „Challenger"-Report und in den paläontologischen Zusammenstellungen beschrieben worden sind, mindestens großenteils einen skoto- oder nyktoplanktonischen Charakter besitzen oder besaßen, und man würde so zu dem weiteren Schluß geführt, daß die im Grundschlamm des Oceans und in den tertiären, meso- und paläozoischen Sedimenten gefundenen Radiolarien zu einem sehr beträchtlichen Teile nicht der Oberflächen-, sondern der Tiefenfauna des Meeres entstammen.

Im Zusammenhang damit mag hervorgehoben werden, daß unter den als Tiefenbewohner zu betrachtenden Sphärellarien und Cyrtellarien eine ganze Anzahl außerhalb der derben Haupt-

schale eine „sekundäre, äußere Rindenschale“ entwickelt hat (vergl. Syst. Teil, S. 439, Textfig. 75, 77). Man wird wohl diese Differenzierung mit der massigeren und robusteren Entfaltung der extrakapsulären Sarkode der Tiefenformen in Verbindung bringen dürfen (Syst. Teil, S. 432).

Es bleibt noch übrig, einen Punkt zu erledigen. Daß bei den Oberflächenbewohnern die geringere Massenentwickelung des Skelettes den Vorteil der Gewichtsersparnis mit sich bringt, ist ohne weiteres einleuchtend; wie ist aber die Derbwandigkeit der Tiefenformen zu erklären? Zunächst ist es klar, daß sie rein kausal in der Beschaffenheit der lebenden Substanz begründet sein kann: das Plasma der großen Tiefenbewohner besitzt, wie durch die in der Regel bessere Konservierung bewiesen wird, im Interesse der inneren Konsistenz eine weniger flüssige, derbere Beschaffenheit als dasjenige der kleinen Oberflächenformen, und so wird es schon aus rein konstitutionellen (physiologisch-chemischen) Gründen zu einer mächtigeren Entfaltung der Skelettsubstanzen befähigt sein. Außerdem wird man aber, vom teleologischen Standpunkt aus, sagen dürfen, daß die Tiefenformen, eben weil für sie das Prinzip der Material- und Gewichtsersparnis in geringerem Grade ausschlaggebend ist, sich im Interesse eines besseren Schutzes mit einem massiveren Skelette zu versehen vermögen.

Vielleicht ist von ähnlichen Gesichtspunkten aus eine höchst merkwürdige Erscheinung zu deuten, welche mir gleich bei Beginn meiner Untersuchungen aufgefallen war und für welche ich lange Zeit keine Erklärung finden konnte. Es handelt sich um die Thatsache, daß in allen Tripyleengruppen mit radiären Skelettelementen die antarktischen Formen im allgemeinen ein dichteres, aus zahlreicheren Strahlen bestehendes, reichlicher verzweigtes oder stärker dichotomisch gegabeltes Skelett aufweisen, als die tropisch-atlantischen und tropisch-indischen. Das Radiärskelett der antarktischen Formen erscheint, vom Weichkörper entblößt, im ganzen „struppiger“ als das der tropischen Arten.

Ein besonders schönes Beispiel bildet die Aulacanthide *Aulospathis variabilis*, deren tropische Unterarten *tetrodon* und *triodon* nach Süden zu allmählich in die antarktische Variante *diodon* übergehen. Hier nimmt allerdings die Zahl der Terminaläste vom Aequator nach der Antarktis zu ab, aber die Zahl der Radialstacheln erfährt eine ganz bedeutende Vermehrung. Während nämlich bei den aus warmen Meeresgebieten stammenden *tetrodon*- und *triodon*-Exemplaren die Zahl der Radialstacheln im Durchschnitt 20—30 beträgt, steigt diese Zahl bei den antarktischen *diodon*-Exemplaren auf 70—80 (Taf. VIII, Fig. 86). Ein ganz ähnliches Verhältnis kehrt bei anderen Aulacanthiden wieder: so zeigen die Figg. 18 und 19 (Taf. II) den Gegensatz zwischen einer aus dem tropischen Atlantik stammenden *Aulographis pandora* mit verhältnismäßig wenigen Radialstacheln und einer antarktischen *Aulographis stellata*, welche über 100 Radialstacheln besitzt.

Unter den Aulosphäriden weisen die Unterarten der kosmopolitischen *Aulosphaera bisternaria* ähnliche Uebergänge auf, wie diejenigen von *Aulospathis variabilis*, nur daß bei ersteren nicht eine Vermehrung der Zahl der Radialstacheln selber, sondern der Zahl der Terminal- und Subterminaläste stattfindet (Textfig. 136), und dasselbe trifft im ganzen für die Unterarten von *Auloscena verticillus* zu (Textfig. 110).

Unter den Castanelliden ist es eine bipolare Form, *Castanidium Apsteini*, welche die größte Zahl von eigentlichen Radialstacheln (Hauptstacheln) besitzt (Taf. XXXV, Fig. 272; Textfig. 154, 15). Speciell bei den antarktischen Exemplaren bilden diese einen dichten Wald,

welcher die Schale entweder gleichmäßig bedeckt oder namentlich am oralen Pole zusammengedrängt ist.

Eine genaue zahlenmäßige Kontrollierung dieses Verhältnisses ist bei einer Tuscaroride, *Tuscarctta globosa*, möglich. Die in den Tiefen des Atlantik lebende Variante, *T. globosa atlantica* (Taf. XXVIII, Fig. 215), besitzt gewöhnlich nur 4, seltener 5 Aboralstacheln, dagegen weist die antarktische Form, *T. globosa Chuni* (Taf. XXVIII, Fig. 216), nur noch sehr selten 4, gewöhnlich 5 und in einigen Fällen sogar 6 Aboralstacheln auf.

Endlich möge auf zwei Paare füreinander vikarierender Cölodendriden hingewiesen werden. Das eine wird gebildet durch das in den wärmeren Meeren gemeine *Coelodendrum furcatissimum* (HAECKEL, Rep., Taf. CXXI, Fig. 1—4) und den antarktischen *Coelechinus wapiticornis* (Taf. XLIV, Fig. 492). Die beiden Formen, welche in der Anordnung der radiären Skelettstrukturen und damit im ganzen Habitus eine sehr weitgehende Uebereinstimmung zeigen, sind unter anderem dadurch verschieden, daß bei ersterer die Verzweigung rein dichotomisch ist, während bei der antarktischen Form von der ersten Gabelungsstelle nicht zwei, sondern in der Regel drei Hauptäste abgehen. Auf diese Weise kommt auch hier eine reichlichere Verästelung zu stande.

Ein ähnliches Paar bilden die tropische *Coelodecas pygmaea* (Taf. LXVII, Fig. 501) und die antarktische *C. ambulacrum* (Taf. LXVII, Fig. 503; Textfig. 103).

Aber nicht nur die Tripyleen lassen den erwähnten Gegensatz zwischen antarktischen und tropischen Formen fast in allen Abteilungen hervortreten, vielmehr scheint das nämliche auch für andere Radiolariengruppen zu gelten. So weisen z. B. bei zwei typisch antarktischen Cyrtellarien, bei *Peromelissa denticulata* (Taf. LXXXIV, Fig. 591) und *Saccospyris antarctica* (Taf. LXXXIV, Fig. 590) die radiären Skelettstrukturen (d. h. die Balken der Cortinarplatte) wohl die reichlichste Verzweigung auf, welche bis jetzt von diesen Bildungen bekannt ist, und ebenso ist der antarktische *Thalassothamnus ramosus* (Taf. LXXIV, Fig. 538) durch sein stärker verzweigtes, „struppigeres" Skelett von dem warmwasserbewohnenden *Th. genista* (Taf. LXXIII, Fig. 537) unterschieden.

Man wird wohl mindestens bei einer Anzahl der hier aufgezählten antarktischen Formen die Vermehrung der radiären Skelettelemente in ähnlicher Weise zu deuten haben, wie die Verdickung der Schalenwand: es ist anzunehmen, daß in dem dichten Kaltwasser der Antarktis ebenso wie in dem Tiefenkühlwasser der wärmeren Meeresgebiete das Bedürfnis der Material- und Gewichtsersparnis etwas zurücktreten kann, und daß dafür die Schutz- und Stützeinrichtungen eine stärkere Ausbildung erfahren. Inwieweit dabei auch Beeinflussungen direkt kausaler Natur mitspielen, mag dahingestellt bleiben.

In den vorstehenden Erörterungen über die Abhängigkeit der Größen-, Gestalt- und Strukturverhältnisse von dem umgebenden Medium, insbesondere auch in den letzten Abschnitten, wird möglicherweise manchem Leser die Menge der positiven Thatsachen und sicher begründeten Beziehungen nicht genügend erscheinen. Man wird vielleicht sagen, es gäbe doch zu viele Ausnahmen von der Regel, und von dem Satz, daß die Regelmäßigkeiten im allgemeinen nur bei Betrachtung einer engeren Gruppe volle Giltigkeit haben, sei ein zu weitgehender Gebrauch gemacht worden.

Solchen Einwänden gegenüber darf ich vielleicht hervorheben, daß sich mir die meisten morphologischen Eigentümlichkeiten, welche die Bewohner bestimmter Breiten und Tiefen aufweisen, schon bei der ersten Durchsicht des Materials aufgedrängt haben, ehe mir die teleologischen

Beziehungen zwischen Form und Medium, welche andere Forscher in Bezug auf verschiedene Planktonorganismen ermittelt hatten, im einzelnen bekannt waren. Die auffallenden Größenunterschiede zwischen den oberflächlichen und tiefenbewohnenden Challengeriden und Conchariden, die Abweichungen von der Kugelgestalt, welche die Angehörigen der meisten Gruppen in größeren Meerestiefen aufweisen, der Wechsel zwischen dem Aehren- und Doldentypus der Radialstacheln, wie er sich innerhalb enger systematischer Gruppen je nach dem Aufenthaltsorte bemerklich macht, die Derbheit der Skelettstrukturen der tiefenlebenden Formen und die „Struppigkeit" antarktischer Arten, alle diese Erscheinungen treten dem Beobachter auf Schritt und Tritt in den Weg, und sie werden sicher auch von späteren Untersuchern nachgewiesen werden, wenn vielleicht auch die teleologische Deutung, welche ich zu geben versuchte, in manchen Einzelheiten sich als unrichtig herausstellen wird.

Die zahlreichen Ausnahmen aber, durch welche unsere Regeln durchbrochen werden, finden leicht eine Erklärung.

Neben dem Gesamteindruck, daß das Radiolarienskelett nicht als ein lusus naturae, sondern durchaus als eine Anpassungseinrichtung aufzufassen ist, wird nämlich, wie ich glaube, auch das weitere Ergebnis sicher bestehen bleiben, daß sich der Radiolarienkörper und insbesondere sein Kieselskelett den Verhältnissen der Außenwelt auf sehr verschiedenem Wege, unter Zuhilfenahme sehr mannigfaltiger Strukturverhältnisse angepaßt hat. Die Bevorzugung irgend eines einzelnen Anpassungsweges aber kann die geringere Beanspruchung oder gänzliche Beiseitelassung eines anderen ermöglichen, bezw. ontogenetisch bedingen, und so ist es eine ganz natürliche Sache, wenn z. B. viele Oberflächenformen auf lange, den Formwiderstand erhöhende Apophysen verzichten, wenn ihnen andere Mittel zur Erhöhung der Schwebefähigkeit zur Verfügung stehen, oder daß umgekehrt Tiefenformen lange Apophysen zur Entfaltung bringen, wenn vielleicht ihr Körper durch Einrichtungen anderer Art zu stark beschwert ist, oder wenn es im Interesse der Nahrungsaufnahme erforderlich wird.

Konvergenzbildungen.

Die Erkenntnis, daß das Radiolarienskelett bis in die kleinsten Einzelheiten an bestimmte Funktionen und an bestimmte Mediumsverhältnisse „angepaßt" ist, wirft auch ein Licht auf die außerordentlich große Zahl weitgehender Konvergenzbildungen, denen man innerhalb der ganzen Klasse und vor allem bei den Tripyleen begegnet. Begünstigt wird selbstverständlich die Entstehung solcher Konvergenzen durch den Umstand, daß, wie im folgenden Abschnitt gezeigt werden soll, der Verlauf und die Mittel des ontogenetischen Geschehens, wenigstens in den meisten Gruppen, eine sehr große Uebereinstimmung zeigen, und daß es anscheinend nur geringfügiger Impulse bedarf, um den für eine Gattung oder eine Familie typischen Entwickelungsgang sozusagen in ein anderes Geleise hinüberzuwerfen. Bezeugt wird dies, wie gleich hier kurz angedeutet werden soll, durch zahlreiche Monstrositäten, welche den Charakter von Uebergriffen einer Species in den Formenbereich entfernter stehender Arten, Gattungen oder Familien haben.

Schon in den vorhergehenden Kapiteln war wiederholt von allerlei Konvergenzen die Rede. Es sei z. B. an die auffällige Uebereinstimmung erinnert, welche eine Aulosphäride und eine Sagosphäride *(Auloscena atlantica* und *Sagenoscena lampadophora)* hinsichtlich des Aufbaues der keulenförmigen Radialstacheln zeigen (S. 487, Textfig. 112 u. 113), eine Parallelentwickelung welche allerdings weniger auffällig ist, als ich ursprünglich (1905, S. 344, Anm. 1) dachte, da sich inzwischen die ersten Stufen der Skelett-Ontogenese für beide Familien als identisch herausgestellt haben. Ebenso wurde bereits auf die sekundären Differenzierungen hingewiesen, durch welche das Skelett einer Species der Gattung *Aulographonium (Aul. mediterraneum)* demjenigen von *Aulospathis variabilis monodon* und gleichzeitig von *Aulopetasus charoides* ähnlich gemacht wird (vergl. S. 504, Textfig. 138 mit Taf. VII, Fig. 80, und Taf. V, Fig. 47 u. 48).

Hierher gehören ferner die als Ankerfädchen bezeichneten Bildungen, welche in den verschiedensten Tripyleengruppen zur selbständigen Entwickelung gekommen sind, so bei den Cannosphären (Taf. XV, Fig. 144), Planktonetten (Taf. LVI, Fig. 452) und bei den Cölodendriden (Taf. LXVII—LXIX). Auch die den Ankerfädchen nahestehenden Terminalbildungen mit korkzieherartig gewundenen Fäden und linsenförmigen Spathillen sind, wie schon FOWLER hervorgehoben hat, an drei verschiedenen Stellen zur Ausbildung gelangt, bei der wunderbaren Tiefsee-Aulacanthide *Aulocoryne zetesios* (Taf. V, Fig. 46), bei *Cannorhaphis spathillata* (Rep., Taf. CI, Fig. 5) und bei *Coelodrymus ancoratus* (Rep., Taf. CXXI, Fig. 10).

Ueberhaupt sind es natürlich die Terminalbildungen, welche zur Konvergenzentwickelung neigen. Denn da diese übereinstimmend die Funktion haben, die extrakalymmale Sarkodehaut zu stützen, so ist schon von vornherein die Zahl der möglichen Konstruktionsformen eine einigermaßen begrenzte, und es werden im wesentlichen immer wieder Modifikationen einerseits des Kronen-, Kandelaber- oder Doldentypus, andererseits des dichotomischen Aufbaues zur Wiederholung kommen. Bei der Gleichheit der angewandten ontogenetischen Mittel ist es dann nicht auffällig, wenn innerhalb dieses Spielraumes vielfach auch eine Uebereinstimmung der speciellen Strukturverhältnisse erzielt wird. Als Beispiele mögen die funktionell gleichwertigen und zweifellos auch ontogenetisch übereinstimmenden Endverzweigungen einerseits von *Auloceros arborescens irregularis* (Taf. III, Fig. 31), andererseits von *Coelodecas ambulacrum* (Taf. LXVII, Fig. 503; vergl. S. 482, Textfig. 103) dienen, welche im wesentlichen sich nur durch die Zahl der primären Aeste — bei ersterem 3, bei letzterem 2 — unterscheiden.

Aber nicht bloß auf die Terminalbildungen, sondern auch auf andere Strukturteile kann sich die Konvergenzentwickelung erstrecken. So kehrt z. B. das korbförmige Peristom mancher Tuscaroriden (Taf. XXVII, Fig. 207, 209, 210; vergl. S. 520, Textfig. 147) bei *Challengeranium diodon* (Taf. L, Fig. 399) wieder, und innerhalb der erstgenannten Familie ist es bei Angehörigen verschiedener Verwandtschaftsgruppen, teils auf dem Wege der eigentlichen Konvergenz, teils auf Grund von analoger Entwickelung, zur Differenzierung helm- oder vogelkopfähnlicher Peristombildungen gekommen (Syst. Teil, S. 213, Textfig. 22, 3. Vertikalreihe) [1].

Die Konvergenz kann sich schließlich auch auf den Gesamthabitus des Skelettes beziehen. Ein bemerkenswertes Beispiel bietet die Cölodendridengattung *Coelanthemum* (Taf. LXVIII,

1) Bei *Tuscaridium galeatum* (Textfig. 22f) und *cygneum* (i), welche vorläufig in einer Gattung untergebracht sind, ist das „gebogene" Peristom durch Verlängerung und Umbiegung des Peristomhalses selber, bei *Tuscaretta passercula* (c) durch schnabelförmige Umbildung eines Oralstachels zu stande gekommen.

Fig. 507) dar, welche im ganzen Aufbau des Skelettes und in der Verzweigung der Radialstacheln einerseits an manche Formen der Aulacanthidengattungen *Auloceros* (Taf. III, Fig. 22) und *Aulospathis* (Taf. VII, Fig. 82 u. a.), andererseits an verschiedene Astrosphäriden, z. B. an *Lychnosphaera regina* (Haeckel, Rep., Taf. XI, Fig. 1) erinnert. Namentlich die flachen, domartigen Versteifungen der Radialstacheln, die uns bei *Coelanthemum* in besonderer Eleganz entgegentreten (Taf. LXIX, Fig. 516), haben mit den lateralen Verästelungen von *Lychnosphaera* eine große Aehnlichkeit.

Als ein weiteres hierher gehöriges Beispiel ist die doppelte Gitterschale einerseits der *Sagenoarium*-Arten (S. 488, Textfig. 114), andererseits der koloniebildenden Tuscaroren zu erwähnen (Taf. XXIX, Fig. 222).

Im Hinblick auf die Frage nach den Beziehungen zwischen Form und Medium scheint mir nun die weitere Thatsache von Interesse zu sein, daß die Angehörigen verschiedener Gruppen hauptsächlich dann eine Konvergenz des ganzen Habitus erkennen lassen, wenn sie die gleichen Oertlichkeiten bewohnen.

So pflegen die Aulosphäriden und Sagosphäriden in gleichen Meeresteilen auch übereinstimmende Größen- und Gestaltsverhältnisse zu zeigen: in den Oberflächenschichten der warmen Meere sind beide Familien durch kleinere, kugelige Formen, in den Kaltwassergebieten dagegen hauptsächlich durch birn- oder ballonförmige Typen vertreten. Ferner fanden sich in verschiedenen, den wärmeren Meeresgebieten entstammenden Vertikalnetzzügen (z. B. T.-St. 44) nebeneinander die ungleichpoligen Spindelformen von *Aulatractus fusiformis* und von *Sagenoarium Chuni*, also von zwei Arten, welche nicht bloß in der Gestalt, sondern vielfach auch in der Größe aufs genaueste übereinstimmen (vergl. Taf. XLVII, Fig. 358 u. 364).

Sehr auffallend war mir auch die außerordentliche Konvergenz, welche die tiefenbewohnende Concharidenart *Conchellium tridacna* (Taf. LX, Fig. 470) mit den in den gleichen antarktischen Stationen erbeuteten Castanelliden hinsichtlich der Größe, der Beschaffenheit der Schalenwandung und der Poren zeigte.

Wenn sich schon bei den Angehörigen verschiedener selbständiger Abteilungen der nivellierende Einfluß gleicher Lebensbedingungen, manchmal in unmittelbar augenfälliger Weise, geltend macht, so ist es nicht zu verwundern, wenn die Angehörigen der nämlichen Familie oder Gattung an einer und derselben Oertlichkeit die Neigung zu konvergierender Variation hervortreten lassen. So stimmt z. B. *Tuscaretta tubulosa*, und zwar als var. *typica* (Taf. XXX, Fig. 234), in den wärmsten Teilen des Atlantik und Indik hinsichtlich der Schalenform mit einigen Exemplaren von *Tuscaretta Belknapi* (Taf. XXXI, Fig. 238) und *Tuscarora bisternaria*, sowie mit *Tuscaretta cepa* (Taf. XXVIII, Fig. 221) sehr genau überein, also mit lauter Arten, welche in den gleichen Meeresgebieten zu Hause sind. Dagegen läßt die im Benguelastrom vorkommende Varietät (*T. tubulosa* var. *sphaeridium*, Taf. XXX, Fig. 225) in Bezug auf Größe, kugelige Schalenform, Schalendicke und Vierzahl der Aboralstacheln eine weitgehende Konvergenz mit einer ebendaselbst verbreiteten Varietät von *Tuscaretta globosa* (var. *atlantica*, Taf. XXVIII, Fig. 215) erkennen. Speciell in der T.-St. 88 wurden beide Formen nebeneinander angetroffen. Auch zwei merkwürdige, dreieckig-schildförmige, mit nur 2 Aboralstacheln ausgestattete Formen, nämlich *Tuscarilla scutellum* (Taf. XXVI, Fig. 203) und *Tuscarantha Braueri* var *triangula* (Taf XXVII,

Fig. 210), wurden von der „Valdivia", wenn auch nicht an der gleichen Station, so doch beide im östlichen Indik (T.-St. 173—215) angetroffen.

Bei der verhältnismäßig großen Zahl von Fällen, in welchen konvergierende Formen aus verschiedenen Familien oder Gattungen in den nämlichen Meeresgebieten erbeutet wurden, darf es wohl als ausgeschlossen gelten, daß immer nur ein zufälliges Zusammentreffen vorliegt. Es treten vielmehr gerade in diesen Vorkommnissen die engen Beziehungen zwischen Form und und Medium besonders deutlich hervor, und es wird der Verdacht nicht abzuweisen sein, daß außer denjenigen äußeren Faktoren, welche bisher als formbestimmend erkannt worden sind (Temperatur, Salinität, einseitiger Wasserdruck, vielleicht auch Beschaffenheit der Nahrung), noch andere unbekannte, zum Teil örtlich lokalisierte Reizwirkungen existieren, auf welche das Skelett der Radiolarien teils direkt mechanisch, teils auf dem Wege komplizierterer Adaptationen reagiert.

Mit großem Bedauern sieht sich freilich der Untersucher der Thatsache gegenübergestellt, daß die formenreiche Welt der Tiefsee-Radiolarien, welche so zahlreiche Beziehungen zwischen Form und Medium ahnen läßt, dem Experimente nur wenige Angriffsgelegenheiten darbietet, und daß vorderhand nur eine geringe Aussicht besteht, allen diesen Wahrscheinlichkeiten und Vermutungen weiter nachgehen zu können. Immerhin darf man wohl hoffen, daß es gelingt, wenigstens die skelettbildenden Polycyttarien (Colliden) und vielleicht auch andere Oberflächenformen zu experimentellen Beobachtungen zu verwenden und auf diesem Wege einige auf die Tiefenformen übertragbaren Resultate zu gewinnen.

III. Abschnitt.

Formbildung.

Während die anatomisch-physiologische Betrachtung des Radiolarienskelettes zu dem unerwarteten Ergebnis geführt hat, daß die Architektonik der Gitterschalen, der Radialstacheln und insbesondere der Terminalbildungen trotz ihrer Vielgestaltigkeit durch verhältnismäßig einfache Aufgaben mechanischer Natur bestimmt wird, haben die Untersuchungen über die Ontogenese der Skelettstrukturen Ueberraschungen entgegengesetzter Art gebracht.

Auf den ersten Anblick freilich schien es ein nicht zu schwieriges Unternehmen zu sein, die im „Challenger"-Werk als verschiedene Arten aufgezählten Formen als Stadien einzelner ontogenetischer Entwickelungsreihen nachzuweisen, und ebenso schien angesichts der stereometrischen Regelmäßigkeit vieler Formen die Hoffnung berechtigt zu sein, die Analyse des Entwickelungsverlaufes gewissermaßen mit einem Schritt unmittelbar vor die physiologischen und physikalischen Elementarprozesse hinzuführen. Entgegen diesen Erwartungen stellte es sich aber

bald heraus, daß das eigentliche ontogenetische Material, welches die Radiolarienausbeute einer Expedition darbietet, sehr sparsam ist und daß die Entstehung des Skelettes auch bei verhältnismäßig einfach gebauten Formen einen komplizierten Vorgang darstellt, bei welchem sehr mannigfache Mittel der Formbildung wirksam sind und demgemäß Einzelprozesse sehr verschiedener Art ineinander greifen. So wurde ich denn bei meiner Untersuchung vor ganz andere Verhältnisse geführt, als ich erwartet hatte, und nicht bloß die speciellen Ergebnisse, sondern auch die Gesamtanschauungen, zu welchen ich bezüglich der Skelettbildung der Radiolarien und speciell der Tripyleen gelangt bin, weichen wesentlich von dem Bilde ab, welches sich meine Vorgänger gemacht haben.

Haeckel's Promorphologie.

Durchdrungen von der Ueberzeugung einer prinzipiellen morphologischen Gleichwertigkeit der organischen und anorgischen Körper, hat Haeckel den Gedanken zu begründen versucht, daß ebenso wie die Kristalle, so auch alle organischen Formen (mit Ausnahme der absolut unregelmäßigen amorphen Anaxonier) Ableitungen oder Modifikationen bestimmter stereometrischer Grundformen darstellen. Es sei nun Aufgabe der Promorphologie oder Grundformenlehre, durch Abstraktion die ideale stereometrische Grundform der organischen Individuen kennen zu lernen oder, wie man umgekehrt sagen kann, die Gesamtform der letzteren durch ihre stereometrische Grundform zu erkennen und zu erklären (vergl. 1906, S. 151).

Haeckel spricht dann weiterhin die Ansicht aus, daß die ideale stereometrische Grundform sowohl als die reale Form des organischen Individuums, in welcher die erstere verkörpert ist, lediglich durch ihre fest bestimmten Achsen und deren beide Pole erkennbar und einer mathematischen Bestimmung fähig sei. Die ideale stereometrische Grundform sei eine absolut bestimmte, eine vollkommen konstante und daher gesetzmäßige und die Angabe der stereometrischen Grundform jedes morphologischen Individuums genüge vollkommen, um alle charakteristischen Formeigenschaften desselben mit mathematischer Sicherheit, durch ein Wort zu bezeichnen. An dieses lasse sich dann die Beschreibung der äußeren Einzelheiten ohne Mühe anschließen.

Bei seinen Versuchen, die Grundformenlehre zu stützen, hat Haeckel immer wieder auf die kristallähnlichen Schalenformen vieler Radiolarien und insbesondere auch mancher Tripyleen hingewiesen. Zeigen doch, wie Haeckel sagt, die Grundformen bei den Radiolarien eine größere Mannigfaltigkeit als in allen anderen Klassen der organischen Welt. „Alle denkbaren Grundformen, welche im System der Promorphologie sich unterscheiden lassen, kommen in der Klasse der Radiolarien wirklich ausgebildet vor; das Skelett der Radiolarien zeigt sogar gewisse geometrische Grundformen verkörpert, welche sonst überhaupt nicht in anderen organischen Bildungen vorkommen.“ Es sei hier nur daran erinnert, daß allein in der zu den Tripyleen gehörigen Familie der Circoporiden nebeneinander reguläre Ikosaëder, Dodekaëder und Oktaëder auftreten, also Grundformen, von denen die ersteren aus der übrigen organischen Natur überhaupt nicht bekannt sind, die beiden anderen sich nur vereinzelt im Pflanzenreich nachweisen lassen und hier durch verschiedene Pollenkörner, bezw. durch die Antheridien von *Chara* repräsentiert werden.

Als Ursache dieses beispiellosen Formenreichtums sieht HAECKEL die statischen Verhältnisse des frei im Meere schwebenden Radiolarienkörpers an, und zwar betrachtet HAECKEL, im Einklang mit seinen sonstigen Anschauungen, die statischen Momente als die bewirkenden Ursachen, als die rein mechanischen causae efficientes der geometrischen Grundformen.

Gegen den Grundgedanken der HAECKEL'schen Promorphologie, nämlich gegen die Annahme, daß die Form der organischen Körper von den gleichen Gesichtspunkten aus betrachtet und mathematisch beschrieben werden könne, wie die Form der Kristalle, sind schon von verschiedenen Seiten Einwände erhoben worden, und die Vorschriften, welche HAECKEL (vergl. 1906, S. 157) gegeben hat, um nach Feststellung der Achsen, der Pole und des „Kristallsystems" der organischen Körper zu ihrer mathematisch genauen Beschreibung zu gelangen, hat wohl schwerlich bereits eine wirklich praktische Befolgung gefunden. Insbesondere hat neuerdings SPENGEL (1905) gegen die Anwendbarkeit der Achsenlehre auf die morphologischen Verhältnisse der Vielzelligen verschiedene neue Einwände erhoben und dabei namentlich betont, daß die Annahme einer „Hauptachse" für die Charakterisierung eines bilateralen Tieres wohl kaum eine besondere Bedeutung habe.

Ich werde mich im folgenden darauf beschränken, die Giltigkeit der promorphologischen Betrachtungsweise für die Radiolarien zu besprechen. Denn bei einer ganzen Anzahl von ihnen ist ja nach HAECKEL „das Skelett gewissermaßen weiter nichts als ein System von verkörperten Kristallachsen", und die Radiolarien müßten daher das eigentliche Schulbeispiel der Promorphologie darstellen. Findet man also, daß die Anschauungen der Promorphologie in Bezug auf die Radiolarien modifiziert werden müssen, so werden sich einige Folgerungen ganz von selber auch für andere Organismengruppen ergeben.

Zunächst scheint sich nun allerdings aus der Betrachtung der Achsenverhältnisse einiger Formen die grundsätzliche morphologische Uebereinstimmung der organischen und anorganischen Körper unmittelbar zu ergeben. So können z. B., wie HAECKEL hervorhebt, die Cubosphäride *Hexacontium drymodes* (HAECKEL, 1862, Taf. XXIV, Fig. 9), die Quadrilonchide *Acanthostaurus hastatus* (HAECKEL, 1862, Taf. XIX, Fig. 5) und die Pylonide *Tetrapyle octacantha* (R. HERTWIG, 1879, Taf. VI, Fig. 2) als Beispiele für das reguläre Hexaëder, das Quadratoktaëder und das Rhombenoktaëder bezw. des tesseralen, tetragonalen und rhombischen Kristallsystems betrachtet werden. „Man braucht bloß die Spitzen der betreffenden Achsen durch Linien zu verbinden und durch je zwei benachbarte Linien eine Fläche zu legen, um in der Tat die entsprechenden Oktaëderformen zu erhalten." In ähnlicher Weise lassen einige Tripyleen regelmäßige Achsenverhältnisse erkennen. So haben z. B. in *Tuscarilla nationalis, Cannosphaera geometrica, Circoporetta octahedra* (*Circoporus octahedrus* HAECKEL), *Circogonia dodecahedra* (*Circorrhegma dodecahedra* HAECKEL) und *Circogonia icosaedra* die Formen des Tetraëders, Würfels, Oktaëders, Dodekaëders und Ikosaëders, also die sämtlichen „platonischen Polyëder", eine Verwirklichung gefunden (Textfig. 156—160).

Auch komplizierter gebaute Kristallformen, so die „skelettförmig ausgebildeten" Aneinanderreihungen von kleinen Kristallindividuen und insbesondere die sternförmigen Wachstumsformen, finden wir bei den Radiolarien nachgeahmt. Es sei nur auf die Aehnlichkeit hingewiesen, welche manche Acantharien (Textfig. 161) mit den Schneekristallen (Textfig. 162) zeigen, wobei aller-

dings der Unterschied besteht, daß bei ersteren die Strahlen im Raum, bei letzteren in einer Ebene angeordnet sind.

So scheinen in der That nicht nur die hier aufgezählten Radiolarientypen, sondern auch zahlreiche andere mit aller wünschenswerten Deutlichkeit zu beweisen, daß die wirkliche Skelett- und Körperform der Radiolarien durch eine ihrem Plasma immanente (etwa der Kristallform der Plasmateilchen entsprechende) stereometrische Grundform bedingt ist und daß eine prinzipielle morphologische Uebereinstimmung des Radiolarienkörpers mit einem Kristall in der von HAECKEL angenommenen Weise besteht.

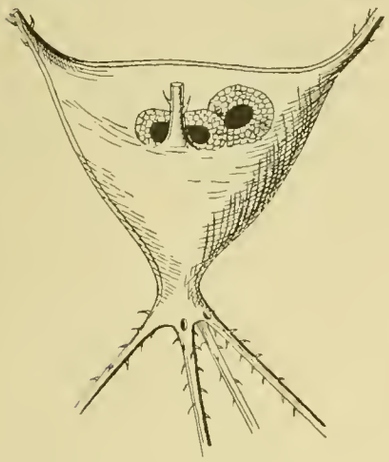


Fig. 156. *Tuscarilla nationalis* (BORGERT).

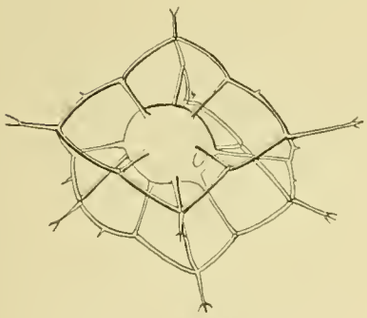


Fig. 157. *Cannosphaera geometrica* BORGERT, nach BORGERT, 1901a, Fig. 25.

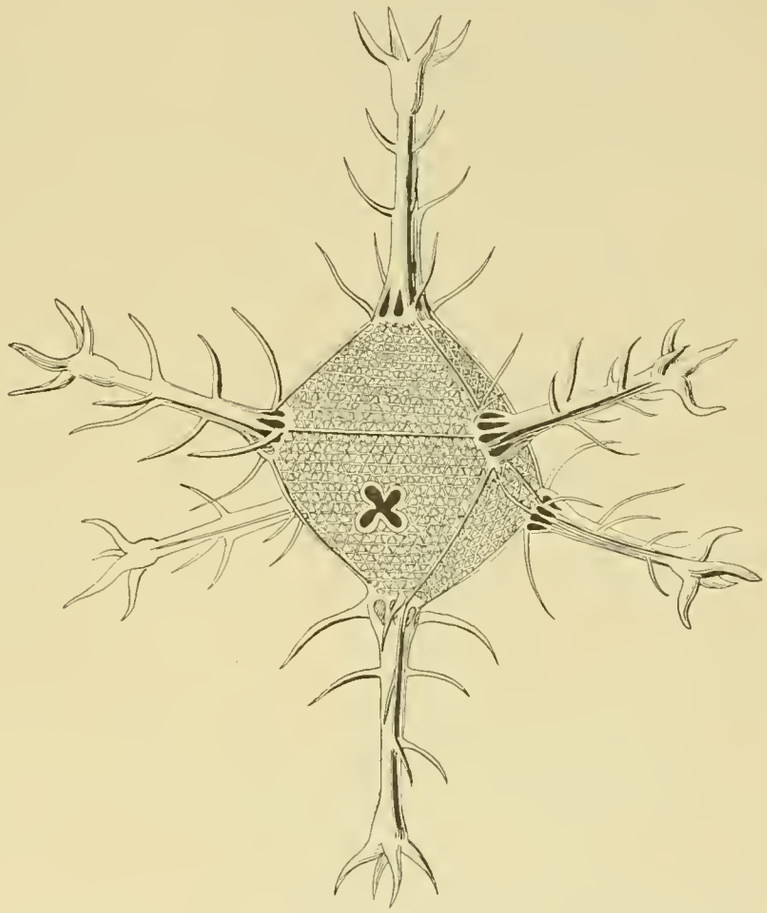


Fig. 158. *Circoporetta octahedra* (*Circoporus octahedrus* HAECKEL), nach Rep., tab. 117, fig. 6.

Ob diese Auffassung in Wirklichkeit eine zutreffende ist, darüber könnte natürlich nur bei genauer Kenntnis des ganzen Formbildungsprozesses entschieden werden. Denn so wenig etwaige Uebereinstimmungen der Mechanik, wie sie z. B. bei den Bewegungserscheinungen der künstlichen und natürlichen Amöben hervortreten, eine Uebereinstimmung der Materie voraussetzen (RHUMBLER, 1904, 1906), so wenig braucht ja eine Uebereinstimmung der Form auf einem übereinstimmenden Formbildungsmechanismus zu beruhen. Die äußere Aehnlichkeit, welche z. B. einige von BÜTSCHLI (1904) in austrocknenden kolloidalen Substanzen beobachtete „Sprungsysteme“ (Textfig. 163, 164) mit den Horizontalprojektionen eines *Cytocladus*- oder *Cladococcus*-Skelettes

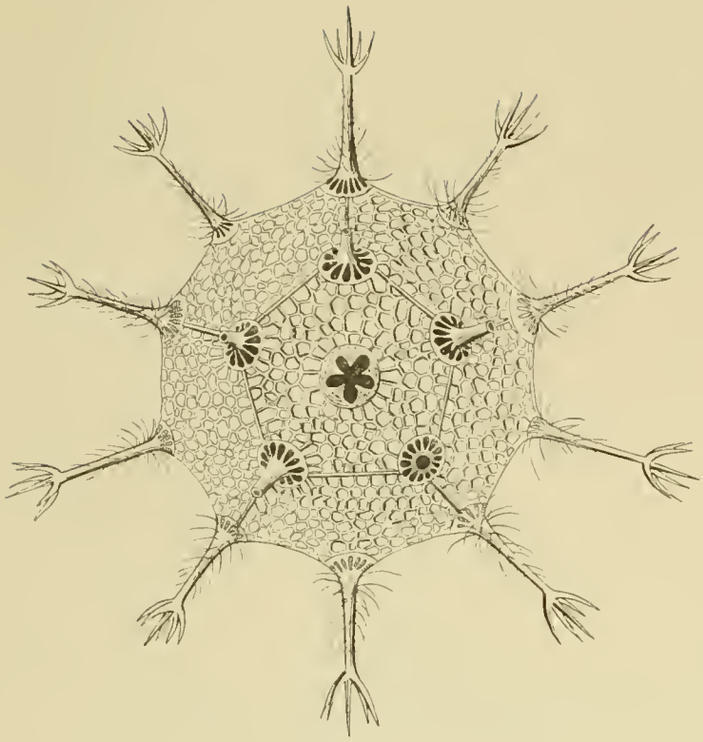


Fig. 159.

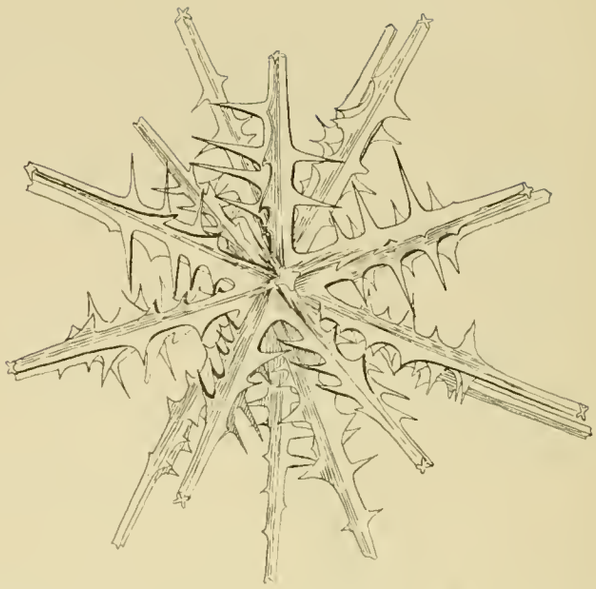


Fig. 161.

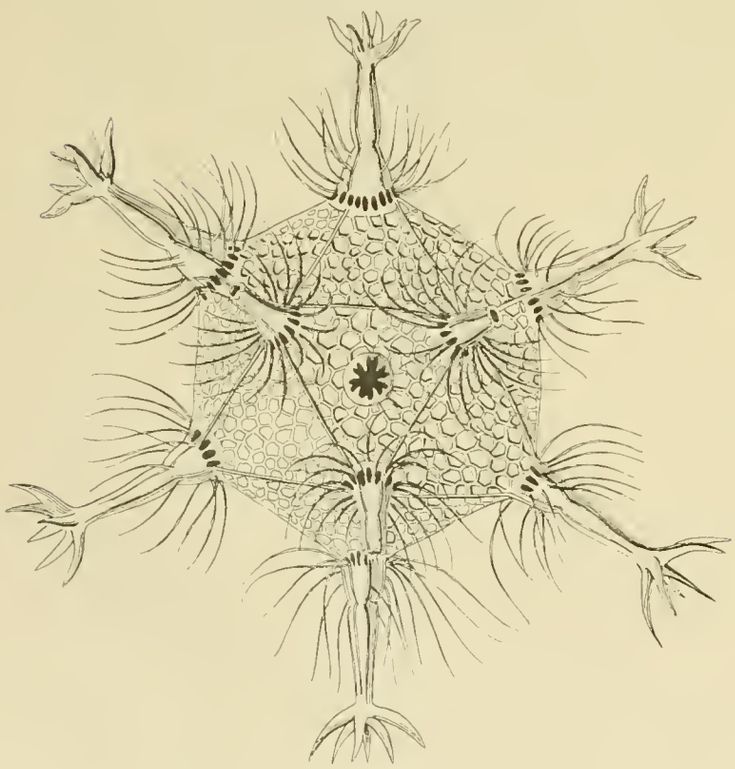


Fig. 160.

Fig. 162.

Fig. 159. *Circogonia dodecahedra* (*Circorrhegma dodecahedra* HAECKEL), nach Rep., tab. 117, fig. 2.

Fig. 160. *Circogonia icosaedra* HAECKEL, nach Rep., tab. 117, fig. 1.

Fig. 161. *Pristacantha polyodon* HAECKEL (Acantharie), nach Rep., tab. 130, fig. 7.

Fig. 162. Schneekristall nach R. NEUHAUS, aus A. SAUER, Mineralkunde.

zeigen, läßt in deutlicher Weise erkennen, in welchem Maße Formähnlichkeiten auf zweifellos ganz verschiedenem Wege zu stande kommen, und so wird auch bei den kristallähnlichen Körperformen der Circoporiden und anderer Radiolarien zunächst die Frage zu entscheiden sein, auf welchem Wege sie entstanden sind, ehe eine eigentliche Homologie dieser Körper und der Kristalle angenommen werden darf.

Aber auch ohne genauere Kenntnis der ontogenetischen Prozesse, welche zur Bildung der Körperformen der Radiolarien führen, sieht man sich einigen Verhältnissen gegenübergestellt, welche es fraglich erscheinen lassen, ob die von Haeckel vertretenen promorphologischen Anschauungen in jedem Punkte für die Radiolarien Giltigkeit haben. Auf diese Bedenken sei hier zunächst in kurzem eingegangen.

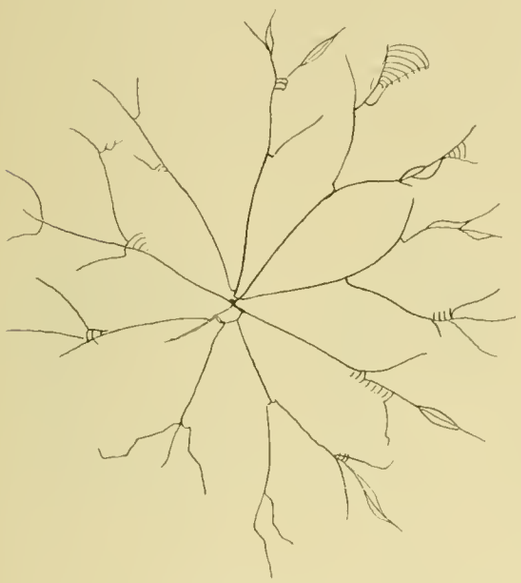


Fig. 163.

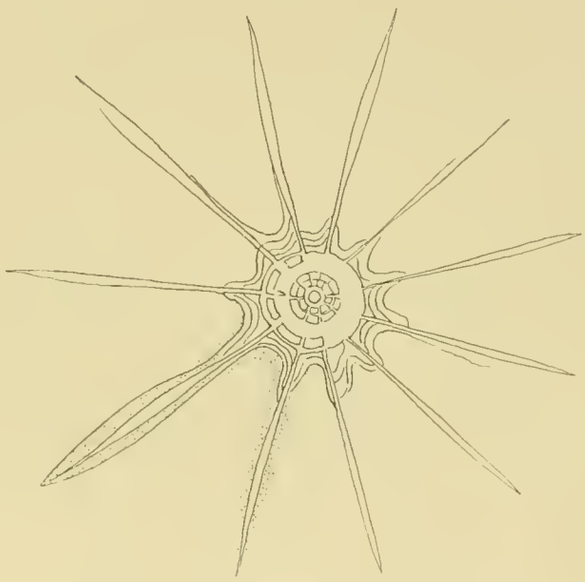


Fig. 164.

Fig. 163 und 164. „Sprungsysteme" in austrocknenden kolloidalen Substanzen, nach Bütschli, 1904, Fig. 6 und 9.

Haeckel spricht davon, daß die ideale stereometrische Grundform der organischen Körper eine absolut bestimmte, eine vollkommen konstante und daher gesetzmäßige sei. Diese Aufstellung kann offenbar nur den Sinn haben, daß die Grundform als eine in der stofflichen Natur der Körper begründete Eigenschaft wenigstens innerhalb einer bestimmten Verwandtschaftsgruppe, mindestens innerhalb einer Species eine ganz konstante sei. Allerdings bezeichnet Haeckel die Promorphologie als die Wissenschaft von der äußeren Form der Individuen, aber aus seiner ganzen Darstellung geht hervor, daß er dabei unter Individuen nicht die einzelnen „Personen", sondern die „Formindividuen erster bis sechster Ordnung" (Zellen, Organe u. s. w.) versteht, und ich glaube also nicht, daß die von Haeckel angenommene „Konstanz" der Grundform anders gedeutet werden kann, als im Sinne einer mindestens artlichen Konstanz.

Hier zeigen aber gerade die Tripyleen eine Reihe von bemerkenswerten Abweichungen. Insbesondere ist auf die „Stachelmutanten" der Tuscaroriden hinzuweisen, welche weiter unten von anderen Gesichtspunkten aus eine eingehende Besprechung finden sollen. Hier sei

nur bemerkt, daß z. B. von *Tuscaretta tubulosa* nebeneinander Individuen mit 2, 3, 4 und 5 Aboralstacheln vorkommen, d. h., promorphologisch ausgedrückt, bilateral-symmetrische Formen und strahlige mit 3, 4 und 5 Antimeren. Nun weist aber schon das Nebeneinandervorkommen aller dieser Typen und außerdem die Thatsache, daß die extremen Zahlen (2 und 5) nur ganz ausnahmsweise erscheinen (vergl. Syst. Teil, S. 192), darauf hin, daß es sich bei diesen Verschiedenheiten nicht etwa um selbständige Formen, sondern nur um Individualvarianten handelt. Es liegt aber auch ein strenger Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung vor. Von der koloniebildenden Form *Tuscaretta globosa Chuni* fand sich im „Valdivia"-Material eine unvollständige Gitterschale, mit welcher, statt der normalen 8 Individuen, nur noch 5 verbunden waren. Von diesen 5 Individuen waren aber 4 fünf- und eines sechsstrahlig, so daß, angesichts der gleichen Abkunft der in einer Kolonie zusammengehaltenen Individuen, wenigstens für *Tuscaretta globosa* der Charakter der Stachelmutanten als individueller Variationen nicht bezweifelt werden kann. Eine Uebertragung dieses Ergebnisses auf die nahe verwandte *Tuscaretta tubulosa* und deren Varianten ist aber dann wohl ohne weiteres erlaubt, und wir hätten also in dieser Tuscaroride ein Beispiel für eine bedeutende Inkonstanz der Grundform zu sehen.

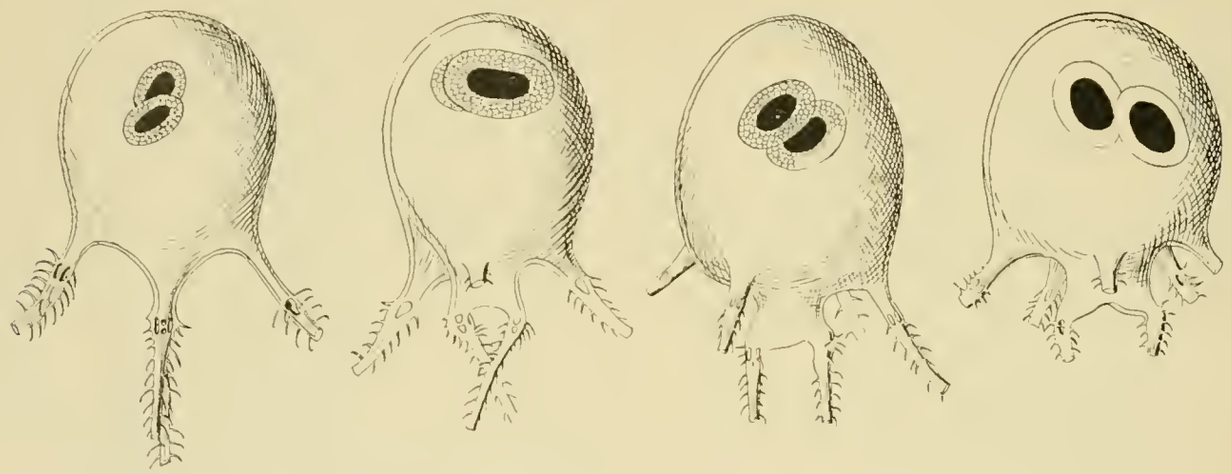


Fig. 165. „Stachelmutanten" von *Tuscaretta tubulosa*. Varianten mit 2, 3, 4 und 5 Aboralstacheln.

In ähnlicher Weise kommen sogar bei dem klassischen Objekte der stereometrischen Betrachtungsweise, bei den Circoporiden, Variationen bezüglich der Zahl der „Achsen" vor. So hat insbesondere BORGERT bei *Circoporus oxyacanthus* Individualvarianten mit 7 (statt 6) Radialstacheln beobachtet (vergl. auch Syst. Teil, S. 173 und 178).

Es geht also daraus hervor, daß innerhalb der Art die Zahl der Achsen und damit die stereometrische Grundform keine vollständig konstante zu sein braucht, vielmehr beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein kann. Ein prinzipieller Gegensatz des Radiolarienskelettes zu den Kristallen würde damit freilich noch nicht aufgestellt sein, denn ähnliche Unregelmäßigkeiten sind auch bei den Kristallen und zwar in den sogenannten Kombinationen nichts Ungewöhnliches. Am Bleiglanz z. B. findet man nicht selten Würfel, Rhomben, Dodekaëder, Oktaëder und einige andere Kristallformen miteinander vereinigt[1]). Indessen scheint mir gerade in der

1) Vergl. A. SAUER, Mineralkunde, Stuttgart (ohne Datum), S. 23.

Haeckel'schen Auffassungsweise die Eigenschaft der Konstanz sehr wesentlich zu sein, und deshalb durften die beschriebenen Abweichungen nicht unerwähnt bleiben.

Ein weiteres Bedenken gegen die Auffassung, daß speciell die polyëdrischen Skelette nichts anderes als die Verwirklichungen immanenter stereometrischer Grundformen sind, ergiebt sich aus der Betrachtung, daß die regelmäßige Zahl und Anordnung der Strahlen z. B. bei den oktaëdrischen, ikosaëdrischen und dodekaëdrischen Circoporiden augenscheinlich eine „zweckmäßige" ist. Es handelt sich, wie früher gezeigt wurde, offenbar darum, mit einer möglichst geringen Zahl von Strebepfeilern auszukommen und diese möglichst gleichmäßig auf der Schalenoberfläche zu disponieren. Damit ist aber von vornherein nicht bloß eine begrenzte Zahl von Möglichkeiten, sondern auch die Uebereinstimmung der Achsenverhältnisse mit denjenigen der sogenannten platonischen Polyeder gegeben (vergl. S. 505).

Man wird nun vielleicht sagen können, daß trotz der Zweckmäßigkeit, welche in der Zahl und Anordnung der Circoporidenstacheln zu Tage tritt, die letzteren dennoch sehr gut nichts anderes als „verkörperte Kristallachsen" sein können; es seien eben von zahlreichen der Radiolariensarkode innewohnenden Potenzen (Kristallisationsmöglichkeiten) nur diejenigen dauernd verwirklicht worden, welche zur Bildung zweckmäßiger Strukturen geführt haben.

Es mag vorläufig dahingestellt bleiben, ob dieser Ausweg der richtige ist. Jedenfalls zeigt sowohl die mangelnde Konstanz der Grundform, wie die Zweckmäßigkeit der regelmäßigen Skelettstrukturen, daß sich die promorphologische Betrachtungsweise in der von Haeckel angenommenen Fassung nicht ohne Anstände auf die Radiolarien übertragen läßt. Materialien zur weiteren Beurteilung dieser Anschauung werden sich im folgenden aus der Betrachtung der Skelettbildungsprozesse ergeben, doch kann wohl die ganze Frage nicht ohne Zuhilfenahme neuer Methoden entschieden werden.

Haeckel's Sekretionshypothese und Dreyer's mechanische Gerüstbildungshypothese.

In naher Berührung mit den promorphologischen Anschauungen Haeckel's steht die Theorie, welche er sich bezüglich der Bildung der Schwammnadeln gebildet hat. In seiner Monographie der Kalkschwämme (1872) stellt er die Ansicht auf, daß die Spicula der Kalkschwämme einheitliche Kristalle seien, welche aber bei ihrer Entstehung allerdings durch die Thätigkeit des lebenden Organismus in mehrfacher Hinsicht modifiziert werden. Der Prozeß der Kalknadelbildung stellt also gewissermaßen einen Kompromiß dar zwischen der kristallisierenden Thätigkeit des kohlensauren Kalkes und derjenigen der organisierenden Kräfte der Sarkode, er wird daher von Haeckel als Biokristallisation bezeichnet. Diese Anschauungen, welche anfangs durch die Untersuchungen Ebner's (1887) eine Stütze zu erhalten schienen, mußten inzwischen namentlich auf Grund der Beobachtungen von Minchin (1898) und Maas (1898—1900) über die Entstehung der Kalkschwammspicula in einer wesentlichen Hinsicht modifiziert werden: danach haben die Nadeln bei ihrer ersten Entstehung noch keine kristallinische Struktur, vielmehr sind bei ihrer Bildung zwei zeitlich aufeinander folgende Prozesse zu unterscheiden, eine

Phase der rein organischen, cellulären Thätigkeit, welche die Anlage oder den organischen Kern der Nadel liefert, und eine Phase des raschen kristallinischen Wachstums, in welcher die viel mächtigere, in optischer Hinsicht durchaus kristallartig sich verhaltende Hülle ihre Entstehung nimmt.

Während die Anschauungen, zu welchen HAECKEL bezüglich der Entstehung der Schwammnadeln gekommen war, in letzter Linie ganz auf dem nämlichen Boden wurzeln, wie seine Grundformenlehre, nämlich in der Grundvorstellung von einer vollständigen Uebereinstimmung organischer und anorganischer Formbildung, ist er bei der Betrachtung des Radiolarienskelettes zu wesentlich abweichenden ontogenetischen Ansichten gelangt. Eigentliche entwickelungsgeschichtliche Stadien hat HAECKEL allerdings nicht zu Gesicht bekommen, auch haben seine Anschauungen über die Skelettbildung der Radiolarien an keiner Stelle des Reports eine vollkommen klare und eingehende Fassung erhalten, indessen erhält man bei einer Zusammenstellung der verschiedenen einschlägigen Bemerkungen den Eindruck, daß sich HAECKEL den Vorgang der Skelettbildung der Radiolarien nicht als einen verhältnismäßig einfachen, der anorganischen Formbildung vergleichbaren, sondern als einen komplizierten physiologischen Prozeß denkt. HAECKEL (1887, 1887a, § 210) hält es für wahrscheinlich, daß die Skelettteile der Radiolarien nicht direkt durch eine chemische Umwandlung der Pseudopodien und Plasmanetze, sondern daß sie durch Sekretion entstehen. Indem die gelöste Skelettsubstanz (Kiesel, Acanthin) aus dem flüssigen in den festen Zustand übergeht, werden ihre Moleküle nicht in das Plasma eingelagert, sondern von ihm abgelagert. Uebrigens sei ja bekanntlich der Unterschied zwischen diesen beiden Prozessen oft kaum (oder nicht) festzustellen. An einer anderen Stelle (§ 149) spricht HAECKEL auch von einem Wachstum der Skelettteile. Bezüglich der Phäodarien (Tripyleen) wird speciell noch hervorgehoben, daß das Wachstum ihres Skelettes mit besonderen Komplikationen verknüpft sein müsse, da es sich ja bei der Mehrzahl um hohle, cylindrische, mit Gallerte gefüllte und oft mit einem axialen Kieselfaden versehene Silikatröhren handle.

Während also HAECKEL die Skelettbildung der Radiolarien für einen wesentlich komplizierteren Prozeß hält, als beispielsweise die Entstehung der Schwammnadeln, und von vornherein davon absieht, irgend welche einfachen Faktoren chemischer und physikalischer Art für die Erzeugung des wunderbaren Formenreichtums der Kieselskelette verantwortlich zu machen, hat es sein Schüler DREYER (1892) in einer gedankenreichen, vielbeachteten Arbeit unternommen, eine mechanische Theorie der Gerüstbildung der Wirbellosen und Protozoen und insbesondere der Radiolarien zu geben.

DREYER ist durch die Tatsache, daß das Vierstrahlergerüst bei den Rhizopoden, Spongien und Echinodermen selbständig und noch dazu unabhängig vom Baumaterial entstanden ist, zu der Anschauung geführt worden, daß der Vierstrahlertypus nicht durch die specifische Lebensthätigkeit der Organismen, sondern durch allgemeingültige, rein mechanische Gesetze bedingt sein müsse. DREYER nimmt dabei Bezug auf die Ansicht F. E. SCHULZE's (1887), daß die Skelettteile der Kalkschwämme durch die Konfiguration des Weichkörpers, und zwar die Dreistrahler durch die Form der Poreninterstitien, die Vierstrahler durch die tetraëdrischen, zwischen den kugeligen Geißelkammern gelegenen Zwickel bedingt seien. Während es sich aber hier nach F. E. SCHULZE um ein finales Verhältnis handelt, insofern „diejenige Form und Lagerung der Festteile sich hat ausbilden müssen, welche unter den bestehenden Verhältnissen am besten geeignet war, die nötige Festigkeit der Körperwand herbeizuführen", gelangt DREYER

zu der Ansicht, daß die Vierstrahler durch die Blasenstruktur des Weichkörpers ätiologisch bedingt seien. Da nämlich die lebende Substanz, insbesondere auch der von Alveolen durchsetzte Weichkörper der Radiolarien, in seinem Aufbau von den Gesetzen der Blasenmechanik beherrscht sei und da diese die Bildung von vierstrahligen Kanten- und Wandsystemen bedingt, so muß auch die Abscheidung der Skelettsubstanz, welche bei den Radiolarien ausschließlich in der Sarkode (zwischen den eingelagerten Gallertvakuolen) vor sich geht, dem Vierstrahlertypus folgen.

An verschiedenen Komplexen von Seifenblasen[1]), welche teils der Oberfläche der Seifenlösung aufliegen, teils als freischwebend gedacht sind (Textfig. 166—168), demonstriert DREYER insbesondere, wie, je nach der relativen Größe der einen Eckpunkt umlagernden Blasen, die Strahlen der Vierstrahler eine verschiedene Größe und Krümmung erhalten, bezw. ver-

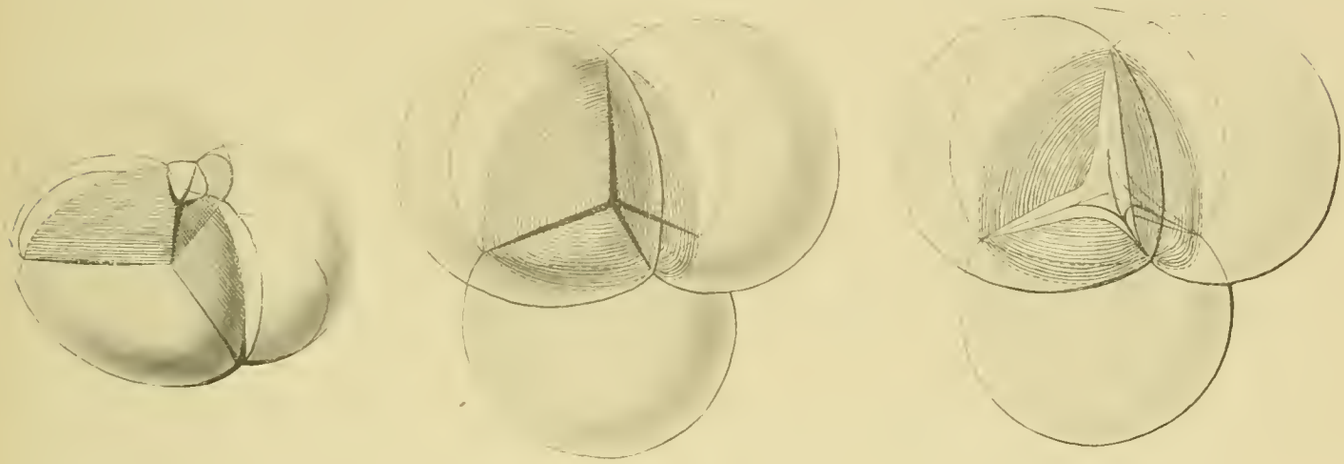


Fig. 166. Fig. 167. Fig. 168.

Fig. 166—168. Komplexe von Seifenblasen mit in den Kanten der Blasengerüste eingezeichneten Spikulis, nach DREYER, 1892, Fig. 152, 150 und 158.

schiedene Winkel miteinander einschließen können, so daß zahlreiche Typen von Vierstrahlern, insbesondere auch die bei den Tripyleen weitverbreiteten dreizinkigen Gabeln (Textfig. 166) entstehen können. Ferner wird gezeigt, wie bei einer dickflüssigeren und zäheren Beschaffenheit der Grundflüssigkeit und bei geringerer Größe der Blasen die Vierstrahler nicht, wie bei dünnen Blasenwänden, linien- oder stabförmige Arme bekommen (Textfig. 167), sondern die Gestalt von derberen Tetraëdern mit konkav eingebogenen Flächen und mit mehr oder weniger lang ausgezogenen Ecken annehmen (Textfig. 168). Endlich wird auch nachzuweisen versucht, wie in einem konzentrisch geschichteten Sarkodekörper Gitterschalen verschiedener Art dadurch entstehen können, daß sich in der skeletogenen Schicht, welche zur Bildung der Gitterschale bestimmt ist, Kieselsäure ansammelt und daß dann mit einem Male, im Lorikationsmoment (HAECKEL)[2]), das in die skeletogene Schicht fallende, mit Kieselsäure gesättigte Netz der protoplasmatischen Zwischenwände der Vakuolen plötzlich versteinert, „etwa wie an einem Fenster Eisblumen an-

1) Den Ausgangspunkt für DREYER's Anschauungen haben die Blasengerüste in einer entleerten Bierflasche gebildet.
2) lorica, Panzer.

schießen". Da nun das protoplasmatische Zwischenwandsystem der Vakuolenlage im Tangentialschnitt ein Netz mit polygonalen Maschen bildet, so überträgt sich diese Form bei der Verkieselung auf die resultierende Schale (Textfig. 169): sind die Zwischenwände sehr dünn und die Vakuolen flach aneinandergedrückt, so entsteht ein Gitter mit polygonalen Maschen und dünnen Balken (d); greift die Verkieselung auch auf die radialen Zwischenwände über, so entstehen polygonale Porenrahmen, wie sie so häufig bei Astrosphäriden, Castanelliden u. a. vorkommen (f), oder auch aufstrebende Radialstacheln (e, g); werden auch die tangentialen Kanten zwischen den vorstehenden Kuppen der palissadenförmig zusammengedrängten Vakuolen ausgegossen, so können zartbalkige „sekundäre Rindenschalen" entstehen, wie sie so häufig bei tiefenlebenden Sphärellarien und Cyrtellarien auftreten (a; vergl. Syst. Teil, S. 439, Textfig. 75, 77; Taf. 85, Fig. 493 u. a.). Die Entstehung mehrfacher, konzentrischer Gitterschalen führt schließlich DREYER darauf zurück, daß bei weiterem Wachstum des Weichkörpers die skeletogene Schicht über die zuerst gebildete Gitterschale hinausrückt und daß nach einiger Zeit eine abermalige Sättigung der letzteren mit Kieselsäure erfolgt, worauf wieder eine Lorikation eintreten kann.

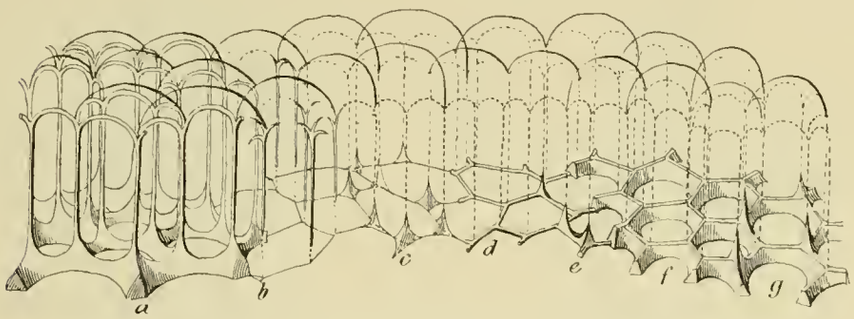


Fig. 169. Darstellung der Bildungsmechanik verschiedener Gerüstformen in einer oberflächlichen Blasen-, bezw. Vakuolenschicht, nach DREYER, 1892, Fig. 159. a Bildung einer „sekundären", äußeren Rindenschale (vergl. *Hexacromyum*, Syst. T., S. 439, Fig. 75, 77). b Ankerbildung. c Tetraëderbildung. d polygonales Maschenwerk ohne und e mit Radialstacheln. f ausgerundete polygonale Maschen ohne und g mit Radialstacheln.

Die DREYER'sche Theorie ist auf den ersten Anblick ungemein bestechend und ist in der That auch von vielen Seiten mit großer Sympathie aufgenommen worden. Namentlich in historischen, die Anfangsgeschichte der Entwickelungsphysiologie betreffenden Auseinandersetzungen spielt die „mechanische Gerüstbildungstheorie" DREYER's, obwohl es sich nur um eine fast durchaus hypothetische Erörterung handelt, eine große Rolle. Indessen wird man bei genauerer Betrachtung auf eine Reihe von Punkten aufmerksam, durch welche von vornherein der Erklärungswert der DREYER'schen Hypothese wesentlich eingeschränkt wird. Ich möchte hier zunächst dasjenige wiederholen, was ich bereits früher (1905) gegen ihre Gültigkeit vorgebracht habe.

„Einmal ist zu sagen, daß, wenn man speciell die Tripyleen ins Auge faßt, der Vierstrahler der Häufigkeit seines Auftretens nach entfernt nicht so dominiert, wie man es der Hypothese zuliebe erwarten sollte, und daß sich auch da, wo die Vierstrahler als Hauptskelettelemente auftreten, stets daneben Varianten vorfinden, auf deren Entstehung die Hypothese kein Licht werfen kann. In Textfig. 170 sind die Stacheln derjenigen Tripyleen zusammengestellt, welche als eigentliche Repräsentanten des Vierstrahlertypus gelten könnten, bei denen sich jedoch durchweg Unregelmäßigkeiten nach dieser oder jener Richtung hin vorfinden.

So kommen bei *Aulographis pandora* HAECKEL (Textfig. 170a) und *Aulosphaera triodon* HAECKEL (Textfig. 170b) wohl niemals Individuen mit ausschließlich dreizinkigen, d. h. vierstrahligen Stacheln vor, vielmehr finden sich stets auch solche mit 2, 4 oder mehr Terminalästen.

Die nächste Form, *Aulospathis variabilis triodon* HAECKEL (Textfig. 170 c), ist deshalb bemerkenswert, weil die Abweichungen vom Vierstrahlertypus im wesentlichen an geographische Unterarten geknüpft sind. Unregelmäßigkeiten wieder anderer Art finden sich bei solchen vierstrahligen Stacheln, deren Aeste sich sekundär verzweigen oder mit Seitenanhängen versehen sind: so können die drei primären Aeste bei den Radialstacheln von *Aulographis tristyla* n. sp.[1]) (Textfig. 170 f) und bei den Apicalstacheln von *Sagoscena floribunda* n. sp. (Textfig. 170 d) bald drei, bald nur zwei sekundäre Aestchen aufweisen, und ebenso besitzt *Circoporus sexfuscinus* HAECKEL (Textfig. 170 e), dessen Radialstacheln meist drei Terminaläste tragen, also dem Vierstrahlertypus folgen, an der Basis eine wechselnde Zahl, nämlich 3, 4 oder 5 Seitendornen.

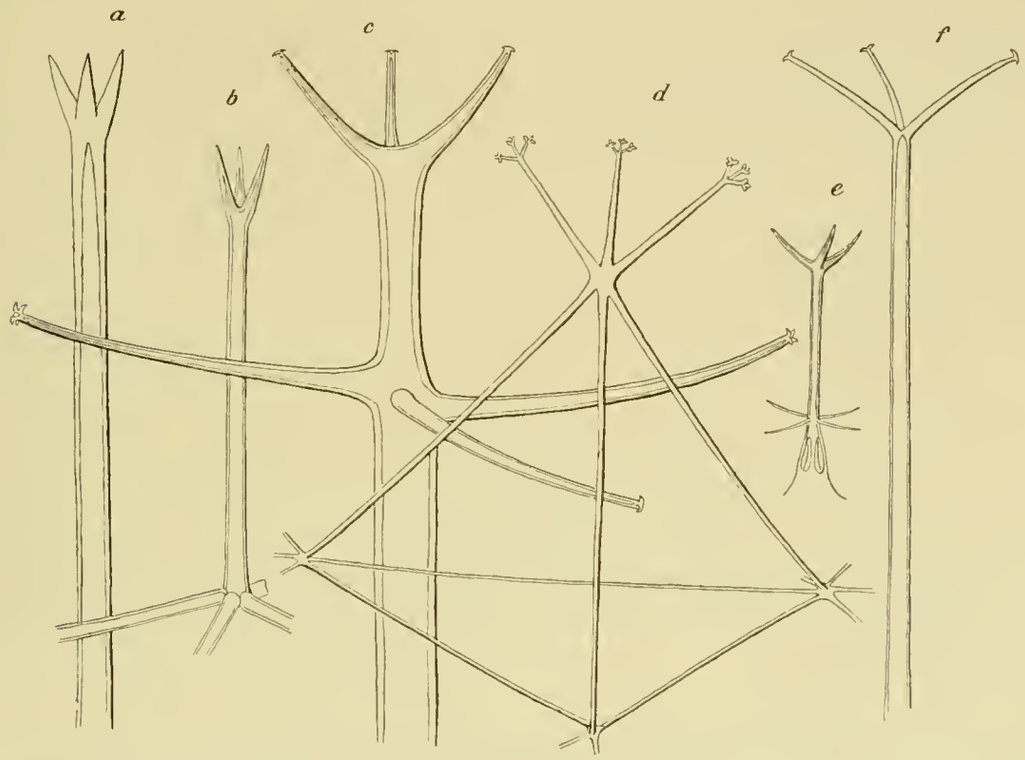


Fig. 170. Vierstrahlige Stacheltypen. a *Aulographis pandora* HAECKEL. b *Aulosphaera triodon* HAECKEL. c *Aulospathis variabilis triodon* (HAECKEL). d *Sagoscena floribunda* n. sp. e *Circoporus sexfuscinus* HAECKEL. f *Aulographis tetrastyla* n. sp. var. *tristyla*.

Angesichts der Unmöglichkeit, die neben dem Vierstrahler auftretenden Varianten mit Hilfe der DREYER'schen Hypothese kausalmechanisch zu erklären, wird man zu dem Gedanken geführt, daß das, wenn auch nicht dominierende, so doch verhältnismäßig häufige Auftreten von dreizinkigen, d. h. vierstrahligen Radialstacheln in erster Linie auch wieder eine finale Bedeutung habe. Handelt es sich doch, wie wir gesehen haben, darum, die extrakalymmale Sarkodehaut ausgespannt zu halten, und hier wird nach geometrischen Gesetzen die dreizinkige Gabel diejenige Einrichtung sein, welche, bei möglichster Materialersparnis, in der vollkommensten Weise jener Aufgabe gerecht wird.

1) Diese Form wurde im Syst. Teil (S. 43) der Art *Au. tetrastyla* eingeordnet.

Ebensowenig wie die genannten Fälle lassen sich nun auch gewisse Abnormitäten mit der DREYER'schen Hypothese vereinigen, so z. B. die in Textfig. 171 abgebildete Monstrosität von *Auloceros arborescens trigeminus* HAECKEL. Während nämlich bei dieser Unterart die Radialstacheln normalerweise drei verzweigte Terminaläste haben, sind bei dem vorliegenden Exemplar [1]) bei sämtlichen Stacheln nur zwei Aeste zur Ausbildung gelangt. Diese liegen aber nicht, wie dies sonst bei zweizinkigen Stacheln der Fall zu sein pflegt, in einer Ebene mit dem Stachelschaft, so daß sie mit diesem zusammen eine Art Gabel bilden, vielmehr sind sie bei sämtlichen Stacheln windschief abgebogen, gleichsam als ob der dritte Terminalast auch noch vorhanden wäre. Dieser Abnormität gegenüber versagt, wie ich glaube, die DREYER'sche Hypothese völlig, sie kann vielmehr nur zurückgeführt werden auf eine im ganzen Weichkörper gleichmäßig zur Herrschaft gelangte, an allen Punkten desselben wirksame konstitutionelle Abweichung der formbildenden Sarkode [2]).

Ebenso große Schwierigkeiten stellen sich der DREYER'schen Hypothese in den Weg, wenn man die regelmäßig sechsstrahligen Felder der Aulosphäriden- und Sagosphäridenschalen ins Auge faßt, kurz, es kann gesagt werden, daß wenigstens bei den Tripyleen die Fälle, in welchen die Hypothese als ausreichend betrachtet werden könnte, eine Minderzahl bilden."

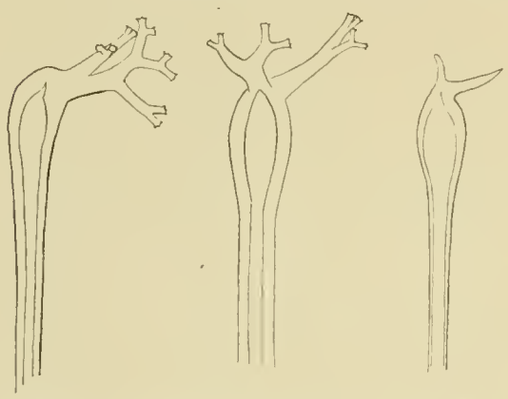


Fig. 171. *Auloceros arborescens trigeminus* (HAECKEL). 3 Stacheln eines Exemplares aus T.-St. 218 (vergl. auch Taf. XLII, Fig. 301).

Auch bei anderen Gruppen, z. B. bei den Nassellarien, versagt, so weit ich sehe, die Hypothese in vielen Fällen. Insbesondere findet auch die Entstehung des vierstrahligen Tripodiums, welches neuerdings von JÖRGENSEN (1905, S. 123) als Grundform des Nassellarienskelettes angenommen wurde, keine ausreichende Erklärung.

Wenn so die Hypothese offenbar nicht imstande ist, das ganze fragliche Gebiet zu decken, so kommt für ihre Beurteilung hinzu, daß auch in anderer Richtung ihre Tragweite vielleicht geringer ist, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt. Denn es ist klar, daß sie „auch dann, wenn ihr Grundgedanke richtig wäre, uns sofort nach den ersten Schritten vor die große physiologische Unbekannte führt, nämlich vor die specifische Konstitution des formgestaltenden Protoplasmas. An einem Beispiel mag dies deutlicher hervortreten. Nach DREYER kommen die Gitterschalen der Radiolarien dadurch zustande, daß in einer bestimmten Schicht des Weichkörpers Kieselsäure zur Abscheidung gelangt, wobei die in dieser Schicht befindlichen Vakuolen gewissermaßen die Form für die Porenöffnungen und das protoplasmatische Zwischenwandsystem, soweit dasselbe in der skeletogenen Schicht gelegen ist, das Modell für das Gitterwerk abgiebt. Nun ist bekannt, daß die hauptsächlich in Betracht kommenden Schalen der Circoporiden, Challengeriden, Castanelliden und Conchariden hinsichtlich der Zahl, Anordnung, Größe und feineren

1) Ebenso wie bei einigen anderen Exemplaren.

2) Auch bei anderen Gruppen von Organismen würden sich der Annahme der DREYER'schen Hypothese Schwierigkeiten ähnlicher Art in den Weg stellen. Insbesondere ist zu erwähnen, daß nach MAAS die Vierstrahler der Kalkschwämme als Dreistrahler zur Anlage kommen und erst nachträglich den vierten Strahl erhalten.

Struktur der Porenöffnungen und bezüglich der Skulptur des Balkenwerkes eine außerordentliche Menge specifischer Eigentümlichkeiten zeigen. Es müssen daher, auch wenn es sich wirklich bei der Entstehung der Gitterschalen nur um einen Abguß der in der skeletogenen Schicht befindlichen Vakuolen handelt, durch die specifische Konstitution des Protoplasmas eine ganze Menge von Einzelverhältnissen bestimmt sein, vor allem der Abstand der skelettbildenden Schicht vom Weichkörpercentrum und ihre Dicke, dann Anordnung, Größe und gegenseitiger Abstand der Poren, ferner in vielen Fällen, z. B. bei den Circoporiden, die regelmäßige Verteilung der Porengruppen, und endlich bei den Challengeriden und Conchariden die vielfach sehr komplizierte Gestalt dieser Schalenöffnungen. Dreyer ist sich offenbar dieser Sachlage wohl bewußt gewesen, es scheint mir aber doch nicht unzweckmäßig zu sein, hier auf die natürlichen Grenzen nochmals hinzuweisen, welche in diesem Falle der rein mechanischen Erklärung gesteckt sind" (1905).

Ausschlaggebend für die Stellung, welche wir gegenüber der Dreyer'schen Hypothese einzunehmen haben, ist aber auf alle Fälle das entwicklungsgeschichtliche Thatsachenmaterial, und hier ist zu sagen, daß die Daten ontogenetischer Natur, welche das „Valdivia"-Material geliefert hat, mindestens gegen ihre allgemeine Gültigkeit sprechen. Ehe auf diese Beobachtungen eingegangen werden soll, muß noch eine weitere Skelettbildungshypothese Erwähnung finden, welche von einer den früheren Autoren noch unbekannten Thatsache ausgeht und, wenn auch ursprünglich nur für ein ganz bestimmtes Objekt aufgestellt, doch auf ein größeres Gebiet von Erscheinungen neues Licht zu werfen scheint.

Immermann's Pseudopodienhypothese.

Immermann hat zunächst den in ätiologischer Hinsicht interessanten Nachweis geführt, daß bei einer Reihe von Aulacanthiden, die er mit Recht in einer besonderen Gattung (*Aulokleptes*) zusammenfaßt, nicht bloß die tangentialen Skelettelemente Fremdkörper, nämlich Gehäuse von verschiedenen Diatomeen sind, sondern auch die Grundlagen der Radialstacheln durch solche gebildet werden (vergl. besonders Taf. XLIII, Fig. 319, 320). Ausgehend von dieser Beobachtung und im Hinblick darauf, daß die Radialstacheln von *Aulokleptes* außerdem durch den Besitz von unregelmäßig verzweigten Terminalästen und durch eine deutlich geschichtete Wandung ausgezeichnet sind, hat dann Immermann zunächst bezüglich der Stachelbildung von *Aulokleptes* eine neue Hypothese aufgestellt, welche von der Dreyer'schen erheblich abweicht. Danach solle nach erfolgter Einstellung eines Diatomeengehäuses in die Richtung eines Pseudopodiums die Bildung des Radialstachels in der Weise erfolgen, daß das vor- und zurückfließende Pseudopodium jedesmal, wenn es eingezogen wird, sich mit seinem Oberflächenhäutchen an die Fremdkörperunterlage anschmiegt und, indem die letztere die Rolle eine Katalysators spielt, jeweils eine neue Kiesellamelle entstehen läßt (Textfig. 172 a, b, c). Die Entstehung der terminalen Verzweigungen erklärt Immermann dadurch, daß beim Einziehen der Pseudopodien unregelmäßige Faltungen des Oberflächenhäutchens entstehen, welche, indem sie erhärten, die Grundlagen für die Astbildungen abgeben (Textfig. 172 d).

Immermann ist der Ansicht, daß dieser, unter Benutzung einer Fremdkörperunterlage vor sich gehende Bildungsmodus ein primitives Verhalten darstellt und daß bei den übrigen

Aulacanthiden, welche von *Aulokleptes*-ähnlichen Formen abgeleitet werden müssen, dieser Prozeß der Nadelbildung „durch Vererbung“ so fixiert worden sei, daß nunmehr die Stacheln auch ohne Fremdkörpergrundlage ihre Entstehung nehmen können.

Erwähnenswert ist noch, daß IMMERMANN als Ausgangspunkt für die Stachelbildung bei den übrigen Aulacanthiden Vakuolen annimmt, welche in centrifugaler Richtung durch die sich ausstreckenden Pseudopodien, in centripetaler dagegen durch die Kohäsion des gesamten Weichkörpers spindelförmig ausgezogen werden.

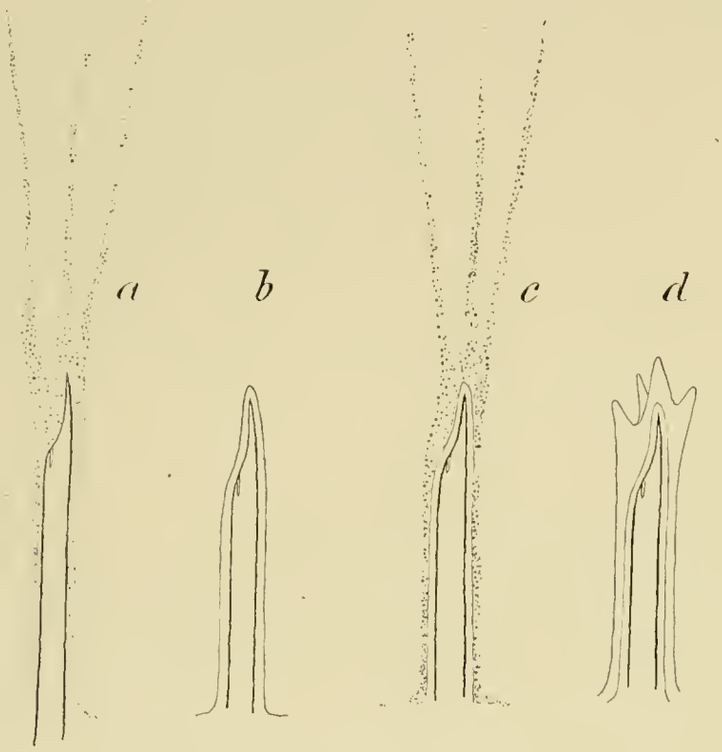


Fig. 172.

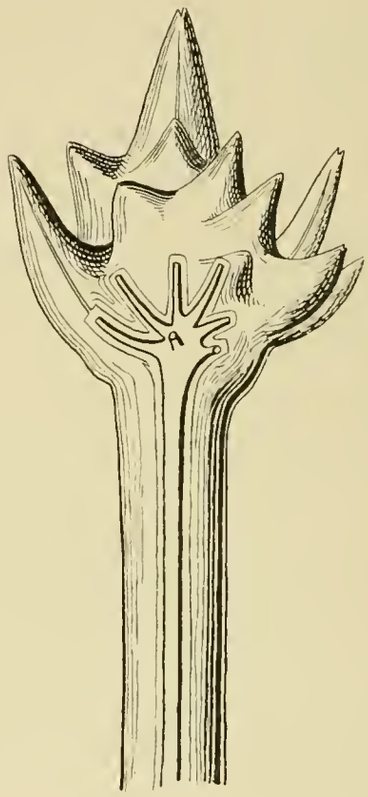


Fig. 173.

Fig. 172. Stachelbildung bei *Aulokleptes* nach IMMERMANN's Hypothese.
Fig. 173. Stacheln von *Aulokleptes flosculus* (HAECKEL) mit eingeschlossener *Aulographonium*-Nadel.

Bezüglich der von IMMERMANN aufgestellten Hypothese möchte ich gleich hier hervorheben, daß ich seine Beobachtung, wonach die Stacheln von *Aulokleptes* regelmäßig Fremdkörper in sich schließen, durchaus bestätigen und in einer Hinsicht noch erweitern kann. Ich habe nämlich nicht bloß die Gehäuse einer ganzen Reihe von Diatomeenarten im Inneren der *Aulokleptes*-Stacheln gefunden, sondern in wiederholten Fällen auch Nadeln von anderen Aulacanthiden, nämlich von *Aulacantha scolymantha* (Taf. IV, Fig. 44) und einer *Aulographonium*-Art (Taf. IV, Fig. 45; Textfig. 173).

Daneben wurden aber im „Valdivia“-Material noch einige andere Befunde gemacht, welche mit Sicherheit darauf schließen lassen, daß bei *Aulokleptes* der Prozeß der Nadelbildung in ganz ähnlicher Weise vor sich geht, wie bei anderen Aulacanthiden, insbesondere bei der nahe verwandten Gattung *Auloceros*, und daß man die Benutzung von Fremdkörperunterlagen nicht als

ein primitives, sondern als ein sekundäres Verhältnis zu betrachten hat. Auf diese Beobachtungen wird weiter unten näher eingegangen werden, hier sei nur vorausgeschickt, daß ich wenigstens in einem Punkte mit Immermann zusammentreffe, nämlich in der Annahme, daß es „Vakuolen" sind, welche bei den Aulacanthiden als Ausgangspunkt für die Stachelbildung dienen, und zwar bin ich im Gegensatz zu Immermann, der die eigentliche gestaltbildende Thätigkeit in die Pseudopodien verlegt, und ebenso im Gegensatz zu Dreyer, dem zufolge die Vakuolen gewissermaßen als negative Form ebenfalls nur eine passive Rolle bei der Skelettbildung spielen, zu dem Ergebnis gelangt, daß speciell der plasmatischen Hülle der Vakuolen, der Vakuolenhaut, eine wesentliche Funktion bei letzterer zufällt.

Schwierigkeiten der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung.

Die bisherigen Darstellungen, welche die Ontogenese des Radiolarienskelettes zum Gegenstand hatten, haben, wie auch von den Autoren selber anerkannt wird, einen überwiegend hypothetischen Charakter, und Bilder, welche in unzweifelhafter Weise als Entwickelungsstadien zu betrachten wären, spielen dabei nur eine sehr geringe Rolle. Dieser Mangel ist in der auffälligen Sprödigkeit begründet, welche die Radiolarienwelt der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung entgegenstellt.

Auf den ersten Anblick könnte es allerdings scheinen, als ob ein Ueberfluß an ontogenetischem Material vorläge, und man wird insbesondere leicht in die Versuchung kommen, die Sphärellariengehäuse mit mehreren konzentrischen Gitterschalen oder die mehrstockigen Vogelkäfige der polythalamen Cyrtellarien zum Teil wenigstens als Glieder ontogenetischer Reihen zu betrachten. In der That hat auch Haeckel bei ersteren die innerste Markschale, bei letzteren die Gitter-Cephalis als die zuerst gebildeten Skelettteile angesehen, an welche sich dann auf Grund einer successiven Skelettbildung die äußeren Schalen, bezw. die größeren Kammern angliedern würden. So ließe sich denken, daß wenigstens in vielen Fällen die einfacher gebauten Gehäuse ontogenetische Vorstufen der komplizierteren darstellen. Auch Dreyer hat unbedenklich für viele Gerüstformen eine successive Entstehung der einzelnen Teile, also wiederholte Lorikationsmomente angenommen, und ebenso hat er die oberflächlichen Leistennetze, z. B. der Circoporidenschalen (Textfig. 158—160), als sekundäre Bildungen betrachtet, welche auf Grund eines nachträglichen Prozesses der ursprünglich glatten Schale aufgesetzt würden. An diese Auffassung knüpft sich von selber die Vermutung an, daß manche einfacher gebaute Formen, die man bisher als besondere, phylogenetisch primitive Arten beschrieben hat, in Wirklichkeit nichts anderes als Jugendstadien seien. Zu der gleichen Annahme ist Immermann bezüglich der vielgestaltigen Radialstacheln von *Aulokleptes* gelangt: er hält die einfacheren Stacheltypen (vergl. Taf. IV, Fig. 40, 42) für ontogenetische Anfangsstufen und glaubt, daß die komplizierteren Formen (Fig. 38, 39, 43—45) auf Grund einer successiven, oberflächlichen Apposition von Kiesellamellen zu stande kommen.

Trotzdem nun ein solches allmähliches Wachstum der Kieselskelette in der Gehäusebildung der Foraminiferen eine Parallele finden und demnach die Annahme successiver Größen- und Formveränderungen des Radiolarienskelettes von vornherein keinen theoretischen

Schwierigkeiten begegnen würde, ist doch dagegen zu erwidern, daß ein thatsächlicher Beweis für ihre Richtigkeit, soviel mir bekannt ist, noch nicht gefunden wurde. Es ist bisher weder eine mehrschalige Sphärellarie, noch eine polythalame Cyrtellarie beobachtet worden, bei welcher die konzentrischen Schalen, bezw. die aufeinander folgenden Kammern verschiedene Stadien der Verkieselung aufweisen, und somit ist die Annahme einer successiven Entstehung vorderhand noch durchaus hypothetisch.

Speciell für die Tripyleen glaube ich im Gegenteil den Satz aussprechen zu können, daß das Gesamtskelett vom Eintritt der Verkieselung an in seinen Größen- und Formverhältnissen keine weiteren Veränderungen erfährt. Form und Größe des definitiven Skelettes sind vielmehr zu Beginn des Verkieselungsprozesses durch die häutige Skelettanlage endgültig bestimmt.

Eine Ausnahme bilden bis zu einem gewissen Grade die Aulacanthiden, deren Skelett ja aus isolierten Skelettstücken, den Radialstacheln, besteht. Hier werden, wie mehrere junge *Auloceros-* und *Aulospathis*-Exemplare gezeigt haben (Taf. X, Fig. 102, 103), die zunächst diametral gelagerten Radialstacheln einer nach dem anderen ausgebildet. Für jeden einzelnen Radialstachel gilt aber, was für das Gesamtskelett der übrigen Tripyleen gesagt wurde: Größe und Form des definitiven Stachels ist durch die Größe der häutigen Stachelanlage bestimmt. Nur für die Nadeln von *Aulokleptes* möchte ich vorläufig noch die Möglichkeit offen lassen, daß wenigstens die bizarrsten und mächtigsten Typen, insbesondere die knospen- und artischockenähnlichen Formen (Taf. IV, Fig. 43, 45; Taf. XLIII, Fig. 321; Textfig. 173), auf Grund eines sekundären Dickenwachstums ihre definitive Form erhalten. Zwingende Gründe scheinen mir allerdings für diesen Vorbehalt nicht vorzuliegen, vielmehr ließe sich die Entwickelung dieser extremen Stachelformen unschwer auch auf anderem Wege denken (s. unten).

So gilt denn, wie später im einzelnen auseinandergesetzt werden soll, wenigstens für die Tripyleen der Satz, daß weder das Gesamtskelett der einen, noch die isolierten Skelettelemente der anderen Formen (vielleicht mit der einzigen Ausnahme der komplizierteren *Aulokleptes*-Nadeln) nach Eintritt der Verkieselung wachsen und Formveränderungen einzugehen vermögen, und da auch bei *Oroscena* (einer Collodarie) die Größen- und die gröberen Formverhältnisse der Gitterschale und ihrer Anhänge bei Tieren mit ganz jugendlicher Centralkapsel im Durchschnitt die nämlichen sind wie bei den ältesten Individuen, so scheint mir dieser Satz eine weitere Gültigkeit zu besitzen. Demnach bieten sich also bei den genannten Radiolariengruppen, im Gegensatz zu den Foraminiferen, der ontogenetischen Untersuchung im ganzen keine Jugendstadien mit einfachen Skeletttypen dar, und wenn anfangs der Versuch vielleicht aussichtsvoll erschien, unter Berücksichtigung der Weichkörperverhältnisse manche von HAECKEL u. a. getrennt beschriebene, durch ihre Skelette unterschiedene Formen als ontogenetisch zusammengehörig nachzuweisen — eine Aufgabe, auf welche mich auch der Leiter der Expedition in seinem ersten Schreiben hingewiesen hatte —, so mußte dieser Punkt bald aus dem Arbeitsprogramm gestrichen werden.

Die Schwierigkeit, welche sich der ontogenetischen Untersuchung entgegenstellt, wird nun dadurch noch erhöht, daß, wenigstens bei den Tripyleen, der eigentliche Skelettbildungsprozeß sich nicht bloß nicht über eine längere Jugendperiode erstreckt, sondern, wenn er einmal seinen Anfang genommen hat, außerordentlich rasch durchgeführt

wird. Schon Haeckel spricht von einem Lorikationsmoment, und ebenso schließt Dreyer aus dem Umstand, „daß man höchst selten, fast nie, unvollendeten Kugelschalen begegnet", daß die Schalenanlage sehr schnell vor sich geht. Auch bei anderen Objekten sind entsprechende Beobachtungen gemacht worden; so berichtet neuerdings Elpatiewsky (1907), daß bei der vegetativen Vermehrung von *Arcella* der aus der Mutterschale austretende Tochterteil der Sarkode momentan eine dünne, durchsichtige Membran ausbildet. Nach Angabe von Maas (1900, 1900a, 1900b) erfolgt auch bei Kieselschwämmen *(Tethya)* die erste Entstehung der Skelettelemente, bei Kalkschwämmen (Sykonen) das Auswachsen der Nadeln aus dem Schwammkörper heraus in überraschend schneller Weise, und vielleicht darf auch an das Seeigelei erinnert werden, bei welchem normalerweise die oberste Lamelle durch eine heftig vor sich gehende Abscheidung von Bläschen simultan abgehoben wird (Loeb, 1905).

Mit dem Mangel an eigentlichen Uebergangsstufen hängt es zusammen, daß es wohl sehr schwer möglich sein wird, die Zugehörigkeit der skelettlosen, offenbar als Jugendstadien zu betrachtenden Formen zu bestimmten, skelettführenden Arten nachzuweisen. Ich denke dabei an die Phäocollen (Syst. Teil, S. 7), an die nur mit einem lockeren Mantel von freien Tangentialnadeln ausgestatteten Cannobeliden (S. 10), an die „isolierten Centralkapseln" (S. 461) und unter den Collodarien an die Actissen (S. 390 unten). Hier wird es wohl nur unter Berücksichtigung besonderer Eigentümlichkeiten der Centralkapsel und des Kernes gelingen, die systematische Stellung endgültig zu entscheiden.

Weichhäutige Stadien, halbverkieselte Stadien und teratologische Vorkommnisse.

Im Vorhergehenden ist darauf hingewiesen worden, daß mindestens bei den Tripyleen die Skelettbildung einen sehr rasch verlaufenden Prozeß darstellt. Trotzdem ist es aber möglich eine genauere Analyse der komponierenden Einzelvorgänge vorzunehmen, weil wenigstens die erste Phase sich zeitlich von den übrigen abhebt und weil unter abnormen Verhältnissen auch die späteren Phasen voneinander getrennt erscheinen.

Schon Borgert (1900) hat die gelegentliche Bemerkung gemacht, daß die Radialstacheln der Aulacanthiden und die Schalen der Challengeriden ein weichhäutiges Anfangsstadium durchlaufen, und ich selbst bin bei den meisten Tripyleengruppen auf weichhäutige, mehr oder weniger färbbare Skelette gestoßen, welche mindestens in einigen Fällen als normale Entwicklungsstadien zu betrachten sind.

Wohl mit Sicherheit kann dies dann behauptet werden, wenn auch der Kern, die Centralkapsel und die Extrasarkode einen unverkennbar jugendlichen Charakter aufweisen. Dies gilt z. B. für die in großen Tiefen (T.-St. 121, S. 1900—2500) gefischten weichhäutigen Exemplare von *Challengeria Naresi,* von welchen eines den Kern noch im Zustand der Telophase zeigte und außerdem eine die Centralkapsel umhüllende provisorische Hülle, unvollkommen entwickelte Parapylen und eine phäodellenarme, unverkennbar in Neubildung begriffene Extrasarkode, also lauter Merkmale eines jugendlichen Zustandes, aufwies (Taf. LII, Fig. 430). Die Schale (Fig. 430 *s*) zeigte bei diesem Exemplar bereits die Strukturverhältnisse des fertigen Zustandes, war aber noch

durchaus färbbar. Insbesondere gilt dies für die beiden Grenzlamellen (innere und äußere Cuticularschicht), während die das Balkenwerk bildende Füllsubstanz durch Hämatoxylin schwächer tingiert wurde. Die kleinen, in der Füllsubstanz abgelagerten Körnchen, welche ich anfangs für die ersten Spuren der Verkieselung hielt, sind wahrscheinlich als luftgefüllte Porenräume zu betrachten.

Ebenso wie diese Challengerien, darf wohl auch ein weichhäutiges Exemplar von *Astracantha paradoxa* als ein normaler Entwicklungszustand angesehen werden, da auch die von den Radialstacheln eingeschlossene Gallerte noch eine färbbare Beschaffenheit aufwies, was allen sonstigen Erfahrungen gemäß als Zeichen eines frühen Entwicklungsstadiums aufzufassen ist (Syst. Teil, S. 384, Textfig. 49).

In anderen Fällen zeigten die weichhäutigen Exemplare Abnormitäten verschiedener Art, oder es traten neben ihnen monströs gestaltete Individuen auf, so daß der Verdacht bestand, es möchte in diesen Fällen die Weichhäutigkeit an sich schon als eine Abnormität, als eine Entwicklungshemmung zu betrachten sein. Dies gilt namentlich, wie unten ausgeführt werden soll, für einige in der Antarktis gefundene Castanelliden (Taf. XL), und ebenso war von den beiden weichhäutigen Exemplaren von *Tuscaretta tubulosa*, welche das „Valdivia"-Material lieferte, das eine ein ganz augenscheinlicher Krüppel (Taf. XXX, Fig. 232; Taf. XXXII, Fig. 247), das andere zeigte die Kerne auf einem so späten Entwicklungsstadium, daß auch bei ihm bezweifelt werden muß, ob seine Schale eben erst entstanden ist.

Aber auch die hier aufgezählten Fälle, in welchen die Weichhäutigkeit des Skelettes wahrscheinlich nicht einen normalen Charakter darstellt, sind für die ontogenetische Untersuchung von Bedeutung, weil sie, wie die Abnormitäten und Monstrositäten überhaupt, wertvolle Winke für die Beurteilung des normalen Entwicklungsverlaufes gewähren.

Was für die weichhäutigen Stadien gilt, muß auch von den halbverkieselten gesagt werden: auch sie dürften mindestens in vielen Fälten Durchgangsphasen eines normalen Entwicklungsganges darstellen, in anderen dagegen gehören sie eher in die Kategorie der Entwicklungshemmungen, ohne damit ihre Bedeutung für die ontogenetische Betrachtung einzubüßen.

Diese Bedeutung teratologischer Vorkommnisse für die Entwicklungsgeschichte ist ja allgemein anerkannt, und insbesondere wird auch von seiten der entwicklungsmechanischen Forschung zugegeben, daß unter Umständen die pathologischen Befunde ihrem erklärenden Werte nach dem künstlichen Experimente nahekommen können. So sagt ROUX (1893): „Außer den Veränderungen, die durch das künstliche Experiment gesetzt werden, kommen als Mißbildungen oder als bloße Variationen oder als Folgen von Erkrankungen nicht selten Veränderungen der Organismen vor, die denen des analytischen Experimentes an ihnen annähernd oder ganz entsprechen, und daher in ähnlicher Weise wie dieses zu kausalen Ableitungen zu verwerten sind" (vergl. auch ROUX, 1894, S. 31).

Gerade bei den Radiolarien liefern nun die Mißbildungen deshalb ein unentbehrliches und unschätzbares Material für die ontogenetische Untersuchung, weil aus den oben angeführten Gründen nur wenige normale Entwicklungsstadien zu Gesicht kommen, erstere dagegen, speciell in den verschiedenen Tripyleengruppen, in großer Menge zur Verfügung stehen. Schon beim ersten Sortieren waren sie mir aufgefallen, im weiteren Verlauf der Untersuchung habe ich von

jeder noch so kleinen Abweichung vom Normalen Notiz genommen, und so wurde den Mißbildungen auch in den Tafeln ein beträchtlicher Raum zugestanden. Speciell auf den Tafeln XXV und XXX (Tuscaroren), XXXVI, XXXVIII und XL (Castanelliden), XLII (Aulacanthiden), XLIV und XLV (Aulosphäriden) sind Mißbildungen der verschiedensten Art in großer Zahl wiedergegeben worden.

Ihrem Wesen und teilweise ihrer Entstehung nach sind bei den Tripyleen etwa sieben verschiedene Gruppen von Mißbildungen[1]) zu unterscheiden:

1) **Exogene Verbildungen.** Unter denjenigen Mißbildungen, für deren Zustandekommen mit einiger Sicherheit direkt wirkende äußere Faktoren, insbesondere einseitige Stoßwirkungen, verantwortlich gemacht werden können, sind in erster Linie die Verbiegungen und Knickungen radialer Skelettelemente anzuführen. Speciell bei den Aulacanthiden trifft man vielfach vollständig verkieselte Radialstacheln an, welche an irgend einem Punkte eine Einknickung aufweisen (Taf. XLII, Fig. 315). Bei der spröden Beschaffenheit der Kieselsubstanz ist es ausgeschlossen, daß diese Verbildung erst an der fertigen Nadel eingetreten ist, vielmehr scheint die einzige Erklärungsmöglichkeit die zu sein, daß sie im weichhäutigen Stadium, infolge einer radiär gerichteten Druckwirkung, vielleicht einer Kollision mit anderen Organismen zu stande gekommen ist. Besonders deutlich scheint mir ein derartiger Zusammenhang dann hervorzutreten, wenn mehrere benachbarte Radiärelemente die nämliche Mißbildung zeigen, wie dies z. B. bei einem Exemplar von *Coelodendrum lappaceum* (Textfig. 174) der Fall war.

Fig. 174. Geknickte Dendritenäste von *Coelodendrum lappaceum*.

Außer diesen ausgesprochenen Knickungen zeigen die radiären Skelettteile und insbesondere auch die Terminalbildungen recht häufig unregelmäßige Krümmungen und Verbiegungen anderer Art, welche ebenfalls im weichhäutigen Stadium durch Widerstände irgendwelcher Natur herbeigeführt sein müssen (vergl. Taf. VI, Fig. 62; Taf. XXXVII, Fig. 281; Taf. XLIII, Fig. 317a; Taf. XLVIII, Fig. 372 u. a.). Einige ähnlich gestaltete Deformationen, denen aber eine andere Ursache zugeschrieben werden muß, werden unter einer anderen Rubrik eine Besprechung finden.

2) **Formstörungen (Krüppelformen) und Dislokationen.** Unregelmäßigkeiten in der Körperform und in der Anordnung einzelner Teile, wie sie bei den Tripyleen nicht selten auftreten, haben zum Teil wohl ebenfalls in äußeren Einwirkungen ihre Veranlassung, zum Teil dürfte es sich schon um Verbildungen mehr endogener Natur handeln, d. h. um Veränderungen, bei welchen eine unmittelbare Wirkung mechanischer oder chemischer Außenfaktoren einfacher Art nicht erkennbar ist. Dahin gehört z. B. eine *Tuscaretta tubulosa* mit excentrischer, weitklaffender Pylomöffnung und unregelmäßig angeordneten (teilweise verkümmerten) Radialstacheln (Taf. XXX,

1) Ich bin im folgenden zu einer Gruppierung der Mißbildungen gelangt, welche ziemlich genau der in der menschlichen Pathologie üblichen entspricht. So unterscheidet E. ZIEGLER (Allg. Path., 10. Aufl., Jena 1901): Hemmungsmißbildungen; Lageveränderungen der Organe; durch excedierendes Wachstum und Organvermehrung entstandene Mißbildungen; Zwitterbildungen und Doppelmißbildungen.

Fig. 232), eine birnförmige Monstrosität von *Castanidium variabile* mit seitlich gelegenem Pylom (Taf. XL, Fig. 295) u. a.

3) **Entwicklungshemmungen.** Weitaus die wichtigste Bedeutung für die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung besitzen die Entwicklungshemmungen, d. h. Störungen, welche durch Stehenbleiben der ontogenetischen Prozesse auf irgend einem Stadium zu stande kommen und welche also in den Genepistasen EIMER's und in den retrogressiven Variationen H. DE VRIES' ihr phylogenetisches Gegenstück haben. Dabei ist keineswegs nötig, daß alle Elementarprozesse gleichzeitig und in gleich starkem Maße zum Stillstand kommen, vielmehr können unter Umständen primäre, vorbereitende Prozesse gehemmt werden, dagegen die sekundären, nachfolgenden zur vollkommenen Durchführung gelangen, so wie z. B. bei Hypophalangie der menschlichen Finger die Nagelbildung ganz oder nahezu ungestört vor sich gehen kann.

Speciell bei den Tripyleen kommen sehr viele Entwicklungshemmungen dadurch zu stande, daß die häutige Skelettanlage nicht zur vollen Entfaltung gelangt und trotzdem die Verkieselung durchgeführt wird. Hierher gehören vor allem die Radialstacheln mit knopfförmigen oder sonstwie verkümmerten Terminalbildungen, wie sie bei Aulacanthiden (Taf. I, Fig. 7; Taf. VI, Fig. 62; Taf. VII, Fig. 82) und Cölodendriden keine seltene Erscheinung sind, ferner die kuppenförmig abschließenden Nadeln von *Aulospathis*, welche alle Uebergänge zu normal gestalteten *monodon*-Nadeln erkennen lassen (Taf. VI, Fig. 65—67; s. unten, Textfig. 178a—c), Castanellidenschalen mit knopfförmigen Nadelrudimenten (Taf. XXXVIII, Fig. 291) u. a.

Eine besondere Gruppe von Entwicklungshemmungen bilden die stachellosen Varianten der Cannosphäriden und Castanelliden (Taf. XIV, Fig. 143; Taf. XXXVI, Fig. 277). Da die betreffenden Exemplare stets nur vereinzelt und zwar neben typischen, stacheltragenden Individuen vorkommen und da an den nämlichen Exemplaren in der Regel einzelne Radiärelemente in verkümmerter Form erhalten sind, so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, daß man es in der That mit Entwicklungshemmungen, also mit Individualvarianten, und nicht mit besonderen Species zu thun hat. Vielleicht gehören hierher auch die von HAECKEL beschriebenen stachellosen Aulosphäriden (vergl. Syst. Teil, S. 111).

4) **Entwicklungsstockungen.** Als Entwicklungsstockungen möchte ich im Gegensatz zu den Entwicklungshemmungen solche Verbildungen bezeichnen, welche durch vorübergehende Unterbrechungen eines ontogenetischen Einzelprozesses zu stande kommen.

Ein besonders schönes Beispiel fand ich an einem Exemplar von *Astracantha paradoxa* (Taf. LXXII, Fig. 534—536), bei welchem nahezu sämtliche Radialstacheln auf gleicher Höhe, nämlich an der Grenze zwischen dem äußeren und mittleren Drittel, nahtförmige Unterbrechungen (Fig. 535, 536) oder auch eigentliche Einschnürungen (Fig. 534), sowie an der gleichen Stelle eigentümlich deformierte Dornen aufwiesen. Diese Abnormität kann nur so gedeutet werden, daß während des im häutigen Zustand vor sich gehenden Auswachsens der Radialstacheln der ganze Weichkörper von einer vorübergehenden Störung betroffen wurde und daß auf diese Weise die Stachelanlagen in ihrer Entfaltung eine simultane, nur kurze Zeit währende Unterbrechung erfuhren (vergl. Syst. Teil, S. 385).

5) **Konstitutionelle Asymmetrien.** Während es im vorigen Falle denkbar wäre, daß ein äußerer, vorübergehend einwirkender Reiz die gleichartige Verbildung aller Radialstacheln herbeigeführt habe, kann bei den früher (S. 588, Textfig. 171) beschriebenen Exemplaren von *Auloceros arborescens trigeminus*, welche an sämtlichen Radialstacheln eine asymmetrische Abbiegung der beiden Terminaläste aufweisen, eine derartige Reizwirkung schwerlich angenommen werden. Es wäre ja freilich allenfalls denkbar, daß den betreffenden Individuen durch einen Stoß eine rollende Bewegung mitgeteilt worden sei und daß damit die einseitige Verbiegung im Zusammenhang stände; indessen spricht gegen diese Annahme der Umstand, daß bei *Auloceros trigeminus* mehrere Exemplare die nämliche Erscheinung aufwiesen, während diese bei anderen Aulacanthiden mit zwei Terminalästen niemals gefunden wurde. So handelt es sich denn zweifellos um eine konstitutionelle Abänderung, welche auf der Grenze zwischen pathologischen Abnormitäten und individuellen, zur Rassenbildung neigenden Varianten steht, und eine Zusammenstellung mit der bei *Astracantha* beobachteten Aberration, wie ich sie im systematischen Teil (S. 385) vorgenommen habe, ist daher wohl schwerlich am Platze.

6) **Wucherungen und Hypertrophien.** Unter besonderen Umständen kann eines der fundamentalen Bauprinzipien, welches bei der Entwickelung des Radiolarienskelettes Geltung hat, das Prinzip der Materialersparnis, durchbrochen werden, so daß Wucherungen des Gitterwerkes oder hypertrophische Verdickungen der Skelettwandungen zu stande kommen.

In die erste Gruppe von Abnormitäten gehören die unregelmäßigen Flechtwerke, die nicht selten an mißgebildeten Castanellidenschalen unterhalb der eigentlichen Gitterschale auftreten (Taf. XXXVIII, Fig. 289; Taf. XL, Fig. 295 a), und vielleicht sind hierzu auch einige Vorkommnisse ähnlicher Art zu rechnen, welche bei Oroscenen gefunden wurden (Syst. Teil, S. 411, Textfig. 69).

Als Hypertrophien sind zu bezeichnen die scheibenförmigen Verdickungen der Knotenpunkte, die bei einem abnormen Aulosphäridenskelett zur Beobachtung kamen (vergl. Syst. Teil, S. 462, Textfig. 95 und 96; sowie hier, Textfig. 175 *d*, *e*), und ebenso die mächtigen, keulenförmigen Radialstacheln mit deutlich geschichteter Wandung (Textfig. 176 c), welche bei einem Exemplar von *Aulographis stellata* zwischen normalen und kuppenförmig abgeschlossenen Nadeln (a und b) im Weichkörper steckten. Es erinnern diese Keulen an die extrem entwickelten, artischockenförmigen Typen der *Aulokleptes*-Nadeln (Taf. IV, Fig. 43, 45; Taf. XLIII, Fig. 321; S. 590, Textfig. 173), deren enorme Massenentfaltung vielleicht als eine Reaktion der Radiolarien-Sarkode auf den vom eingeschlossenen Fremdkörper (der Diatomeenschale) ausgeübten Reiz zu betrachten ist. Ob etwas Aehnliches bei den *stellata*-Nadeln vorliegt, habe ich nicht entscheiden können.

7) **Doppelbildungen (Spaltungsmonstra und Verschmelzungen).** Verhältnismäßig selten sind mir Doppelbildungen zu Gesicht gekommen, eine Erscheinung, die zunächst einigermaßen auffallend ist, wenn man die Häufigkeit solcher Vorkommnisse bei den Foraminiferen, insbesondere bei *Orbitolites*, ins Auge faßt (vergl. Rhumbler, 1902).

Speciell als ein Spaltungsmonstrum ist die in Fig. 498 a (Taf. LXVI) abgebildete Terminalbildung von *Coelographis regina* zu betrachten. Die zweite Form von Doppelbildungen, die durch nachträgliche Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Individuen zu stande kommt und speciell bei *Orbitolites* eine häufige Erscheinung ist, habe ich bei den Radiolarien nicht mit Sicherheit nachweisen können. Doch ist es immerhin möglich, daß das in T.-St. 74 gefundene, nierenförmige Individuum von *Tuscaretta tubulosa* mit 4 Centralkapseln hierher gehört. Meine

ursprüngliche Ansicht (1904), es müsse sich um ein normales Zweiteilungsstadium handeln, habe ich aufgeben müssen (vergl. Syst. Teil, S. 206), und so bleibt wohl nur die Alternative übrig: entweder ist ein nacktes, *Phaeocolla*-ähnliches, in Teilung begriffenes Jugendstadium durch eine verfrüht eingetretene Skelettbildung überrascht worden (S. 207), oder wir haben ein durch unvollkommene Verschmelzung entstandenes Doppelmonstrum vor uns.

Die vorstehende Uebersicht zeigt, daß am Radiolarienskelett Deformitäten der verschiedensten Art auftreten können. Nicht alle sind für die Untersuchung der normalen Entwicklung von direkter Bedeutung, vielmehr kommen in erster Linie nur die Entwicklungshemmungen und die Dislokationen in Betracht. Aber auch die übrigen verdienen Beachtung, da sie doch den einen oder anderen Lichtblick auf das normale Entwicklungsgeschehen und die dabei mitspielenden Faktoren und Einzelprozesse werfen. Ihr Wert dürfte noch größer werden, wenn wir einmal über das, was im folgenden über die Bildung des Radiolarienskelettes mitgeteilt werden kann, um einige kräftige Schritte hinausgekommen sind.

Zwei Bemerkungen allgemeiner Art mögen hier noch ihre Stelle finden.

Zunächst sei noch einmal auf die früher mitgeteilte Beobachtung hingewiesen, wonach Entwicklungshemmungen und Verkrüppelungen aller Art vorzugsweise in den Mischgebieten, d. h. in den Berührungszonen warmer und kalter Strömungen, und überhaupt an den Grenzen der Warmwasserregionen auftreten, ein Hinweis darauf, daß wohl bei der Entstehung der meisten Verbildungen die äußeren Faktoren einen direkten oder indirekten Einfluß ausüben.

Die zweite Thatsache allgemeiner Natur, welche hier Erwähnung finden möge, ist die Erscheinung der Koincidenz der Abnormitäten, d. h. Individuen, welche nach einer Richtung hin eine Deformität zeigen, weisen sehr häufig auch Abnormitäten anderer Art auf.

Beispiele hierfür lassen sich in großer Zahl anführen. Es möge hier nur ein antarktisches Exemplar von *Aulospathis variabilis triodon* (Taf. VII, Fig. 81, 82) erwähnt werden, bei welchem ein Teil der Radialstacheln nach den verschiedensten Richtungen hin vom Typus abgewichen ist: bald zeigen die Terminaläste, bald die Proximaläste ausgeprägte Entwicklungshemmungen, bald macht sich die Tendenz zur Wucherung in einer Vermehrung, bald in einer atypischen Gabelung der Stacheläste geltend. Koincidenzen anderer Art fanden sich nicht selten bei den Tuscaroren: so liegt mir ein kugeliges Exemplar von *Tuscarella tubulosa* vor, welches außer der weichhäutigen Beschaffenheit und abnormen Gestalt der Schale ein weitklaffendes Peristom und mehrere rudimentäre Stacheln aufweist (Taf. XXX, Fig. 232); eine *Tuscarantha Luciae* mit schräg gestelltem Apikalstachel, mit stark eingeschnürtem Peristomhals und parallel gerichteten Oralstacheln (Taf. XXVI, Fig. 205); ein Exemplar von *Tuscarantha Braueri* mit dreiseitig-pyramidaler Schalengestalt, welches aber nur zwei Aboralstacheln und außerdem ein ganz mangelhaft ausgebildetes Peristom besitzt (Taf. XXV, Fig. 196 u. 197) u. a. Auch bei den Cölodendriden gelangten mehrfach derartige Häufungen von Abnormitäten zur Beobachtung (vergl. Syst. Teil, S. 380).

Die auffälligste und lehrreichste Koincidenz fand sich bei dem schon oben erwähnten Exemplar von *Aulosphaera* sp. vor (Textfig. 175). Hier sind die einzelnen Knotenpunkte nach den verschiedensten Richtungen hin vom *Aulosphaera*-Typus abgewichen, und

zwar stellen sich die Variationen gewissermaßen als Anleihen dar, die bei einer ganzen Reihe näher oder entfernter stehender Tripyleengruppen (Sagosphäriden, Castanelliden, Medusettiden) gemacht worden sind (vergl. Syst. Teil, S. 462).

Erscheinungen der hier besprochenen Art sind auch auf anderen Gebieten beobachtet worden. Es sei nur an die Häufung der „Stigmata“ bei erblich belasteten Personen, sowie an die Beobachtungen von Herbst erinnert, welcher bei seinen durch Lithium-Zusatz radiär gemachten Plutei stets auch apikale Defekte fand (vergl. Driesch, 1906, S. 88). Auch de Vries (1901, S. 575; 1903, S. 229) hat auf derartige Koincidenzen aufmerksam gemacht.

In einigen Fällen mag es sich bei einem solchen Zusammentreffen um Korrelationen einfacher Art, um kompensatorische Regulationen, handeln, etwa in dem Sinne, daß „es bei Abnormitäten, die irgendwo ein Plus an Skelett bedingen, wo anders immer ein Minus giebt“ (Driesch, l. c.); in anderen Fällen kommen wohl kompliziertere Wechselbeziehungen in Betracht oder, wie vielleicht bei dem vielseitig aberrierten *Aulosphaera*-Skelett, latente Potenzen, welche von der aus der Gleichgewichtslage gebrachten, gewissermaßen nach verschiedenen Richtungen oscillierenden lebenden Substanz entfaltet werden.

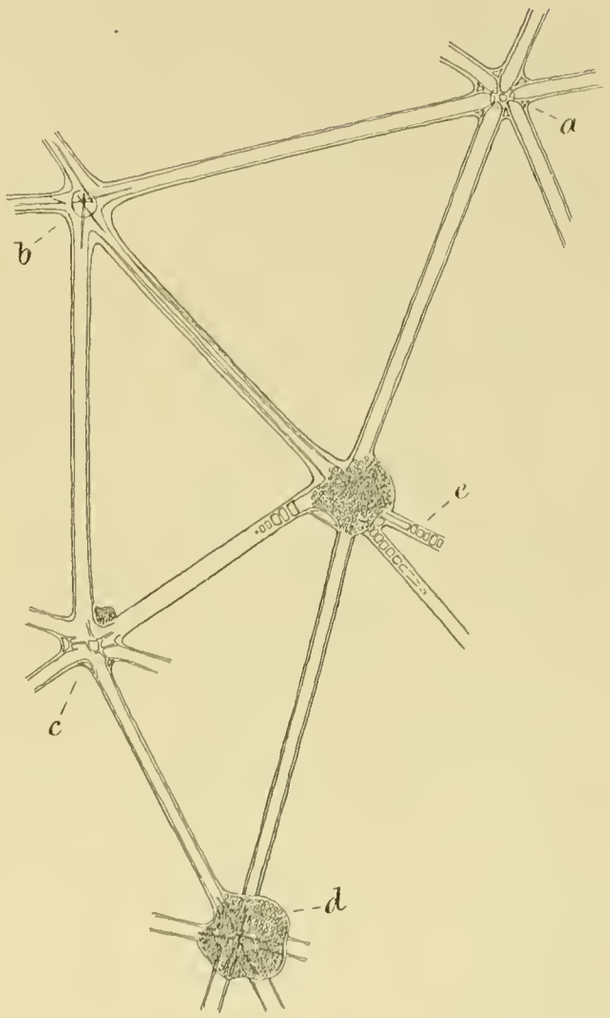


Fig. 175. Abnormes *Aulosphaera*-Skelett aus T.-St. 32. a nahezu normaler Knotenpunkt mit etwas abgehobener äußerer Kieselamelle. b Anklänge an Castanelliden-Schalen. c und d Anklänge an Sagosphäriden-Skelette. e Kammerung der Balken ähnlich wie bei den Medusettiden.

Die Skelettbildung der Aulacanthiden.

Die ersten, wirklich verwertbaren ontogenetischen, bezw. teratologischen Thatsachen habe ich bei den Aulacanthiden angetroffen. Bezüglich der Einzelheiten der Befunde sei auf den Systematischen Teil (S. 40, 47 ff., 56 ff., 82 f.) verwiesen, hier mögen nur die wesentlichen Beobachtungen und Folgerungen eine etwas allgemeiner gehaltene Zusammenfassung finden.

Vollkommen weichhäutige Skelettteile mit gleichmäßig färbbarer Wandung sind mir bei den Aulacanthiden nicht begegnet. Dagegen fanden sich wiederholt Radialstacheln mit eingeknicktem Schafte (Taf. XLII, Fig. 315) oder mit unregelmäßig verbogenen Aesten (Taf. XLIII, Fig. 317 a), also Bildungen, welche nur während eines weichhäutigen Stadiums infolge von Druck-

wirkungen zu stande kommen können. Ferner liegen mir speciell von *Auloceros* Radialstacheln vor, deren hohle Terminalbildungen eine sehr dünne, ungemein durchsichtige Wandung besitzen und

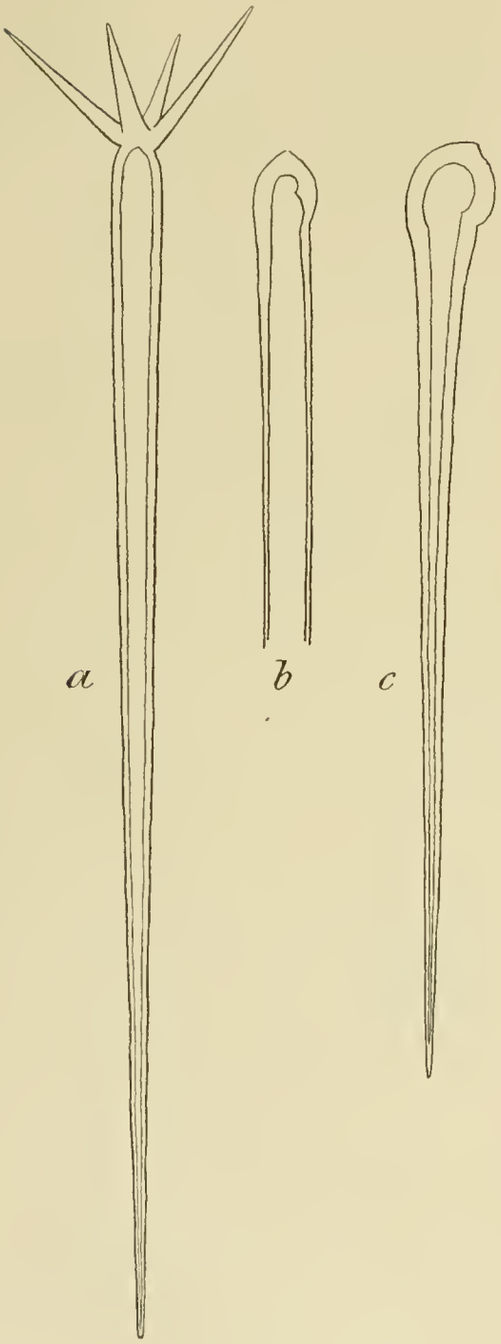


Fig. 176.

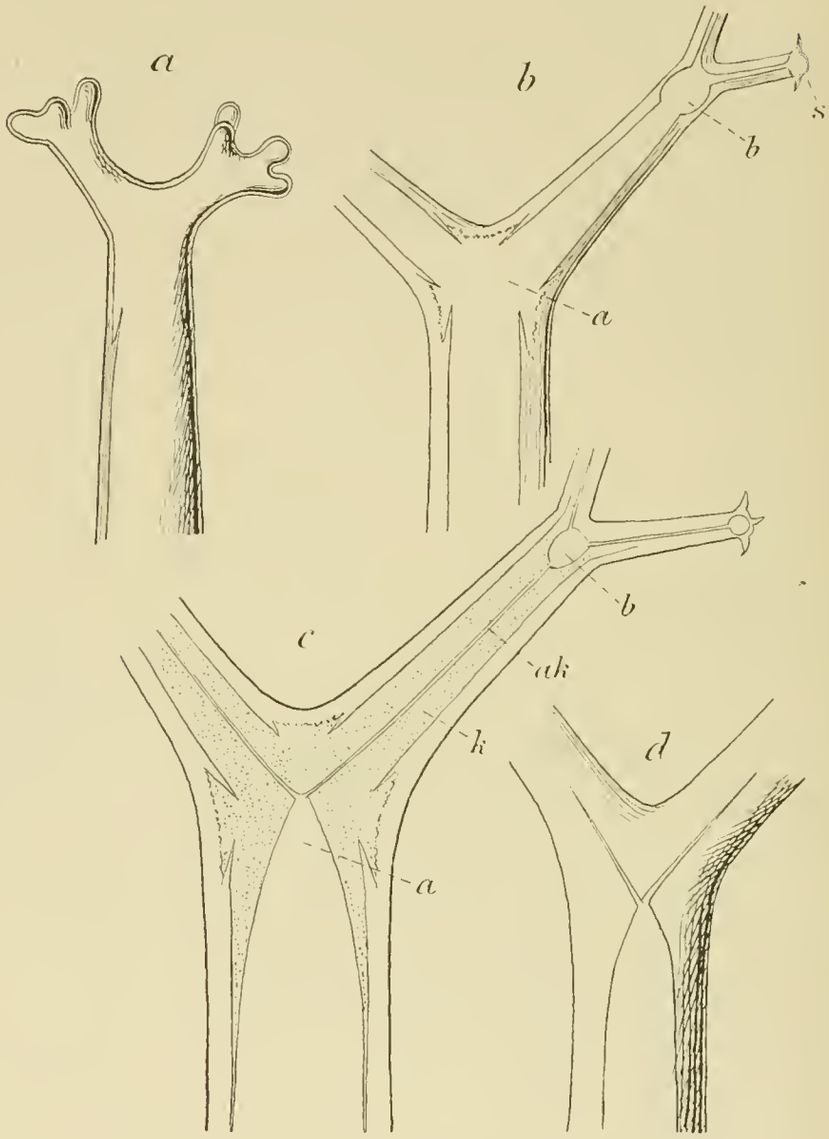


Fig. 177.

Fig. 176. Normale, kuppenförmig abgeschlossene und keulenförmige Stacheln eines Exemplares von *Aulographis stellata* aus T.-St. 218.

Fig. 177 a—d. Entwicklung der Radialstacheln von *Auloceros*. a die Terminaläste erscheinen als knopfförmige Ausstülpungen des Stachelendes. b primäre Verkieselung nahezu vollendet. c Beginn der sekundären Verkieselung. d sekundäre Verkieselung nahezu vollendet.

daher bei der Herstellung der Präparate vielfach Schaden gelitten haben. Man wird zweifellos zu der Annahme berechtigt sein, daß derartige Stacheln eben im Begriffe sind, den Verkieselungsprozeß auf die Terminalbildungen auszudehnen.

Bei einzelnen dieser dünnwandigen Radialstacheln zeigten die Terminaläste nicht die typische Form, sondern erschienen als knopfförmige Ausstülpungen des Stachelendes (Textfig. 177a). Mag es sich nun in diesen Fällen wirklich um Durchgangsphasen eines rasch verlaufenden Entwickelungsprozesses handeln, die durch die Konservierung gewissermaßen überrascht worden waren, oder mögen die betreffenden Bilder Entwicklungshemmungen darstellen, auf alle Fälle können sie nur in der Weise gedeutet werden, daß die Terminaläste als Ausstülpungen der noch weichhäutigen Stachelanlage ihre Entstehung nehmen.

Das gleiche Ergebnis erhält man bei Betrachtung derjenigen Stacheltypen, welche sei es die Terminal-, sei es die Lateraläste ebenfalls in unausgebildetem Zustande zeigen, dabei aber sowohl am Schaft, wie an den Aesten bereits eine gleichmäßig dicke Kieselwandung aufweisen. Hierher gehören vor allem die kuppenförmig abschließenden, der Terminaläste entbehrenden Stacheln von *Aulospathis* (Textfig. 178a; vergl. auch Textfig. 176b), sowie einige andere Stachelformen mit knopfförmigen oder stark verkürzten Aesten (Textfig. 178b; Taf. VII, Fig. 81 u. a.). Alle derartigen Bilder können aber unmöglich als normale, einer weiteren Entwicklung fähige Stadien, vielmehr sicherlich nur als Hemmungsbildungen betrachtet werden, da ja eine vollständige Verkieselung ein weiteres Wachstum ausschließt, und zwar können sie nur so gedeutet werden, daß in einem weichhäutigen Stadium die Bildung der Aeste, insbesondere der Terminalverzweigungen, auf Grund von Ausstülpungs- und Sprossungsvorgängen zu stande gekommen ist und daß die so gebildeten Apophysen der Stachelanlagen bald etwas früher, bald etwas später dem Verkieselungsprozeß anheimgefallen sind.

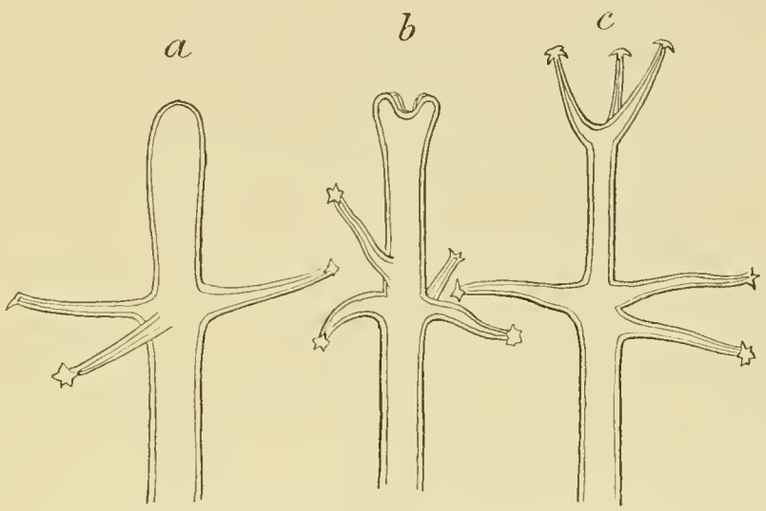


Fig. 178a—c. Kuppenförmiger Stachel, Stachel mit rudimentären Terminaläsen und normaler Radialstachel von *Aulospathis variabilis triodon*.

Alle diese Beobachtungen und Betrachtungen führen also zunächst zu folgenden Anschauungen über die erste Entstehung der Aulacanthidennadeln:

Als Ausgangspunkt haben wir uns eine längsgestreckte, dünnhäutige, wahrscheinlich mit einer gallertartigen Flüssigkeit gefüllte Blase vorzustellen, welche wir uns mit Immermann als eine in die Länge gezogene Gallertvakuole denken können. Möglicherweise verdankt diese, wie Immermann meint, ihre Form einem mechanischen Zug, indem sie in centrifugaler Richtung durch die sich ausstreckenden Pseudopodien, in centripetaler durch die Kohäsion des gesamten Weichkörpers spindelförmig ausgezogen wird; vielleicht wird auch ihre Gestalt durch zunächst ausgeschiedene und später resorbierte Achsennadeln (Primitivnadeln) bestimmt, worauf die Verhältnisse bei *Aulokleptes* und bei den Aulosphäriden hinweisen; oder aber es kommt allein das Eigenwachstum der plasmatischen Hülle, der Vakuolenhaut, als formbildender Faktor in Betracht (1905, S. 366). Welche dieser drei Möglichkeiten thatsächlich

bei der ersten Entstehung der häutigen Stachelanlagen zutrifft, mag zunächst dahingestellt bleiben, jedenfalls wird man die Bildung der Aeste auf Ausstülpungs- und Sprossungsprozesse zurückführen müssen, welche ihren Sitz ausschließlich in der plasmatischen Vakuolenhaut haben.

Wir sind gewöhnt, bei höheren Organismen die Sprossungsvorgänge im wesentlichen durch ungleichmäßige Zellteilungsvorgänge zu erklären. Neben dieser histonalen Sprossung, für welche die Bildung des Cerviden-Geweihes als Beispiel angeführt werden mag, besteht bekanntlich eine zweite Form in Gestalt der syncytialen Sprossung. Die bekanntesten Beispiele hierfür bilden die Schlauchalgen oder Siphoneen *(Caulerpa, Vaucheria)*, die Bakterienpilze oder Myxobakterien, sowie die Amöbenpilze oder Acrasieen. Bei der Skelettbildung der Tripyleen und speciell der Aulacanthiden handelt es sich nun um eine dritte Form, die man, weil sie sich auf einzelne Teile von Zellen erstreckt, als intracelluläre Sprossung bezeichnen kann und welche in der Entwickelung mancher pflanzlicher Haargebilde oder des Nesselfadens der Cnidarier eine Art Seitenstück findet (1906b, S. 45). Auf alle Fälle haben wir es bei der Sprossung mit einem physiologischen Vorgang zu thun, der mit der Kristallbildung und speciell mit der Entstehung der skelettähnlichen Kristallformen (Schneekristalle) nur eine äußerliche Aehnlichkeit hat.

Eine ganze Reihe von Bildern weist nun ferner darauf hin, daß der Verkieselungsprozeß bei *Auloceros* und *Aulographis* auf zwei Hauptphasen verteilt ist. In der ersten Hauptphase (Textfig. 177b), welche als Phase der primären Verkieselung bezeichnet werden kann, erhält zunächst der größte Teil des Nadelschaftes seine Kieselrinde (primäre Kieselrinde), während die Terminalbildungen noch von einer verhältnismäßig dünnen Schicht umgeben sind und insbesondere die alleräußersten Endverzweigungen, so die fingerförmigen Spitzen spathillenloser Terminaläste und die Scheiben der Spathillen, nur eine äußerst zarte, sehr vergängliche Hülle besitzen (Textfig. 177b, *s*). Insbesondere bleibt auch die Spitze des Schaftes (Textfig. 177b, *a*) sowohl hinter den übrigen Schaftteilen, wie hinter den Basen der Hauptäste in der Verkieselung zurück, so daß an dieser Stelle der Hohlraum kugelartig erweitert zu sein pflegt. Diese Ungleichmäßigkeit wurde ebenso bei *Auloceros* wie bei *Aulographis* beobachtet (Taf. XLII, Fig. 311, 312). Auch an den sekundären und tertiären Astverzweigungen von *Auloceros* bleiben zunächst derartige Hohlräume ausgespart (Textfig. 177b, *b*) und ebenso stellt sich, wie bereits angedeutet wurde, die Anlage der Spathillenscheibe als ein dünnwandiges Bläschen dar, welches die Form der größeren Hohlkugeln kopiert (Textfig. 177b, *s*).

Schon während der ersten Hauptphase pflegt der Hohlraum der Terminaläste mit einer körnigen Masse angefüllt zu sein, welche den Ausgangspunkt für die sekundäre Verkieselung bildet (Textfig. 177c, *k*). In der Regel bleiben aber wenigstens einige der kugelförmigen, an den Gabelungsstellen ausgesparten Räume (*b*) und ebenso je ein centraler, die Terminaläste durchlaufender und meist mit den Kugelräumen kommunizierender Achsenkanal (*ak*) von der körnigen Substanz frei. Ueber das Lumen des Stachelschaftes wölbt sich die letztere in Form eines gotischen Spitzbogens herüber (*a*).

Die Schlußphase der sekundären Verkieselung, nämlich die Homogenisierung dieser körnigen Grundsubstanz, scheint gleichzeitig sowohl am Schaftende und in den Terminalbildungen vor sich zu gehen (Textfig. 177d), nur die Anlagen der Spathillen bleiben zurück, und ebenso

findet die vollkommene Zudeckung der Achsenkanäle und der kugeligen Räume an den sekundären und tertiären Verzweigungsstellen offenbar erst etwas später statt. Ist die sekundäre Füllmasse homogen geworden, so erscheint sie in der Regel mit der primären Kieselrinde vollkommen amalgamiert, so daß dann die Hartsubstanz der Aeste einen durchaus massiven Charakter zeigt.

In Bezug auf die Spathillen soll noch hinzugefügt werden, daß die Häkchen als winzige Ausstülpungen des vorerwähnten dünnwandigen Endbläschens auftreten (Textfig. 177 b, *s*) und demnach als äußerste Endverzweigungen des Stachels aufzufassen sind, worauf übrigens schon die vergleichend-morphologische Betrachtung mit Sicherheit hinweist. Die Verkieselung der Häkchen tritt früher ein als die des Endbläschens (Textfig. 177 c), und da die Membran des letzteren außerordentlich dünn, vielfach kaum erkennbar ist, so stellen sich die Häkchen öfters als keilförmige Körnchen dar, welche scheinbar zusammenhangslos um die Spitzen der Endverzweigungen gruppiert sind.

Alles in allem sind bei der Entwicklung der Aulacanthidenstacheln, insbesondere derjenigen von *Auloceros* und *Aulographis*, vier Hauptphasen zu unterscheiden: 1) Ausscheidung der häutigen Stachelanlage; 2) Sprossung; 3) primäre Verkieselung; 4) sekundäre Verkieselung.

Warum speciell die dünnhäutigen Anfangsstadien im konservierten Material nicht deutlich hervortreten, ist ohne weiteres verständlich, wenn man die außerordentlich zarte Beschaffenheit und den ungenügenden Erhaltungszustand in Betracht zieht, welchen der extrakapsuläre Weichkörper der Aulacanthiden nach Anwendung der verschiedenen Fixierungsmittel zu zeigen pflegt. Insbesondere ist von den extrakapsulären Alveolen niemals eine Spur wahrzunehmen, vielmehr erscheint der Weichkörper, wenn er überhaupt erhalten ist, als eine mehr oder weniger homogene, schwach färbbare Masse, welche nichts von der schaumigen Struktur und den sonstigen Differenzierungen erkennen läßt, die man an der lebenden *Aulacantha* des Mittelmeeres wahrnimmt. Da nun allem Anschein nach auch die häutigen Stachelanlagen nichts weiteres sind als besonders gestaltete, von einer differenzierten, wenn auch sehr dünnen Membran umgebene Alveolen, so ist es nur zu verwundern, daß, allerdings nicht bei den Aulacanthiden, aber doch bei anderen Tripyleen (Astracanthiden, Castanelliden, Cölodendriden) häutige Stachelanlagen überhaupt zur Beobachtung gelangt sind.

Auch der zweite Schritt der Skelettbildung, die intracelluläre Sprossung der von einer differenzierten Vakuolenhaut umgebenen Stachelanlage, muß sehr rasch vor sich gehen, während die beiden Phasen der Verkieselung deutlich auseinanderzuhalten sind. Bei denjenigen Aulacanthiden, welche hohle Terminalbildungen besitzen, kommt die zweite Verkieselung in Wegfall.

Auf das Wesen der einzelnen Prozesse wird im Schlußkapitel dieses Abschnittes nochmals eingegangen werden. Hier möge nur zusammenfassend gesagt werden, daß bei den Aulacanthiden sich der Vorgang der Skelettbildung nicht als ein einfacher Sekretionsprozeß darstellt und daß die Form der Skelettteile nicht durch örtliche Faktoren, nämlich durch die passive Masse der Alveolensubstanz, bestimmt wird, wie dies nach Dreyer anzunehmen wäre, sondern daß ein komplizierter Lebensvorgang vorliegt, der sich aus Sekretions-, Wachstums- und Sprossungsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach in erster Linie durch specifische Gestaltungstendenzen des aktiven

Protoplasmas, speciell der plasmatischen Hülle der „häutigen Stachelanlagen“ bestimmt sind.

Bezüglich mancher Einzelheiten werden diese Sätze durch die Berücksichtigung anderer Tripyleengruppen eine bessere Stütze erhalten müssen, im ganzen ist mir aber keine Erscheinung zu Gesicht gekommen, welche sich nicht vom Boden dieser Anschauungen aus ohne Schwierigkeit verstehen ließe. Vor allem kann für sämtliche, bei den Aulacanthiden vorgefundene Abnormitäten eine einfache Deutung gegeben werden.

Es ist von vornherein zu erwarten, daß bei der Uebereinstimmung, welche die bei *Aulographis*, *Auloceros* und *Aulospathis* gefundenen Bilder miteinander zeigen, die Gattung *Aulokleptes* sich in Bezug auf die Skelettbildung nicht principiell verschieden verhalten werde, wenn auch vielleicht die Benutzung der Fremdkörperunterlagen gewisse Modifikationen zur Folge hat. In der That fanden sich im „Valdivia“-Material bei einer Reihe von *Aulokleptes*-Exemplaren unvollkommen verkieselte Radialstacheln, welche mit den als Entwicklungsstadien zu betrachtenden Nadelzuständen bei *Auloceros* durchaus vergleichbar sind, nur daß die Achse des Stachels von einem Diatomeengehäuse eingenommen wird (Textfig. 179). Man kann an diesen *Aulokleptes*-Stacheln gewöhnlich drei verschiedene Formen oder Aggregatzustände der Kieselsubstanz unterscheiden: das äußere Ende der Diatomeenschale ist unmittelbar von einer sehr feinkörnigen Masse umgeben, welche das nämliche Ansehen darbietet wie die sekundäre Kieselsubstanz zur Zeit ihres ersten Auftretens (Textfig. 179 a und b, *a*); die proximalen Wandpartien des Radialstachels werden von einer vollständig hellen, durchsichtigen Kieselsubstanz gebildet *(b)*; während die Wandung des äußeren Schaftendes und der Terminalbildungen aus einer opaken, deutlich geschichteten, einen Stich ins Gelbliche zeigenden Masse besteht *(c)*. Augenscheinlich repräsentieren der feinkörnige und der durchsichtige Zustand Vorstufen des opaken und ebenso dürfte sicher sein, daß die körnige, den Spaltraum zwischen der Kieselrinde und der Diatomeenschale ausfüllende Substanz *(a)* der sekundären Kieselsubstanz von *Auloceros* in ihrer ersten, körnigen Phase (Textfig. 177 c, *k*) entspricht. Daraus würde aber hervorgehen, daß auch bei *Aulokleptes* die Verkieselung von außen nach innen und nicht, wie nach der IMMERMANN'schen Hypothese anzunehmen wäre, in umgekehrter Richtung, d. h. unter successiver Ablagerung oberflächlicher Kiesellamellen, stattfindet. Eine weitere Uebereinstimmung mit *Auloceros*

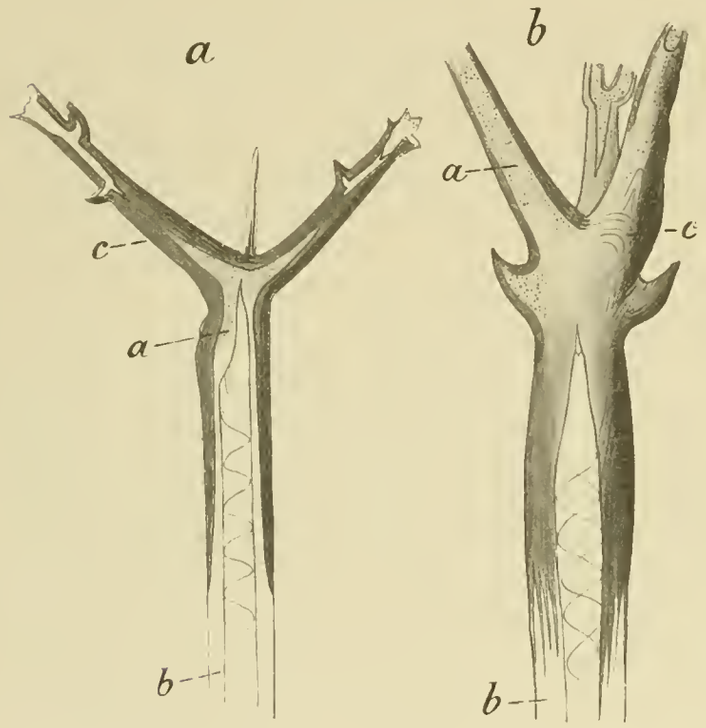


Fig. 179a—b. Entwicklung von *Aulokleptes*. Fremdkörperunterlage: Gehäuse von *Rhizosolenia*.

betrifft die Terminaläste, welche zum Teil noch breite, von Kieselsubstanz vollkommen freie Achsenkanäle und kugelförmige Endbläschen besitzen (Textfig. 179 a), zum Teil aber bereits eine körnige Innenmasse enthalten, welche stellenweise ganz allmählich in die opake, geschichtete Form der Hartsubstanz übergeht (Textfig. 179 a und b).

Aus dieser weitgehenden Uebereinstimmung zwischen den halbverkieselten Stacheln von *Aulokleptes* und *Auloceros* dürfte aber mit Sicherheit hervorgehen, daß die Bildungsweise beider die nämliche sein muß, und so gelangt man zu folgender Gesamtauffassung bezüglich der Entwicklung der *Aulokleptes*-Stacheln: Die vom Weichkörper aufgenommene Diatomeenschale wird zunächst von einer Gallertvakuole eingeschlossen, welche unter Differenzierung einer „Vakuolenhaut" zur häutigen Stachelanlage wird. Indem das distale Ende Sprossen treibt, entstehen die Terminalbildungen, und nun erfolgt, ähnlich wie bei *Auloceros*, eine von außen nach innen und gleichzeitig von den Terminalbildungen gegen das centrale Schaftende fortschreitende Verkieselung.

Auf den ersten Anblick mag es zweifelhaft erscheinen, ob auch die extremen, knospen- und artischockenförmigen Stachelformen von *Aulokleptes flosculus* diesem Bildungsmodus ihre Entstehung verdanken und ob nicht wenigstens bei ihnen in der von Immermann angenommenen Weise ein sekundäres Dickenwachstum auf Grund einer successiven Apposition von Kiesellamellen statfindet. Wenn ich auch diese Möglichkeit nicht ganz auszuschließen vermag, da mir keine entscheidenden Bilder zur Verfügung stehen, so möchte ich meinerseits doch nicht zu dieser Zusatzhypothese greifen, da der Annahme, daß auch diese Stachelformen in ihrer Entwicklung dem *Auloceros*-Typus folgen, keine zu großen Schwierigkeiten im Wege stehen und weil die gleichmäßige Schichtung vieler Stacheln (vergl. Taf. IV, Fig. 43, 45; Textfig. 173) auf eine einheitliche Entstehungsweise des ganzen Stachelkörpers hinweist. Der zunächst vielleicht verdächtige Umstand, daß bisher keine Stacheln gefunden wurden, welche als häutige Entwicklungsstadien jener derben Formen aufgefaßt werden könnten, mag wohl damit zusammenhängen, daß die einzelnen *Aulokleptes*-Individuen neben zahlreichen einfachen Nadelformen stets nur einige wenige derbe Stacheln besitzen, daß also von vornherein eine geringere Wahrscheinlichkeit besteht, auf deren Jugendstadien zu stoßen.

Ist aber die Entstehungsweise der derben Stachelformen die nämliche wie diejenige der einfacheren Typen, so ist die Annahme Immermann's nicht zu halten, wonach die letzteren jüngere Entwicklungsstadien der ersteren darstellen. Vielmehr ist anzunehmen, daß der Typus und die Massenentfaltung der einzelnen Nadel durch die Verzweigungsweise der häutigen Stachelanlage von vornherein festgelegt ist und daß dabei entweder die besondere Beschaffenheit der Fremdkörperunterlage oder der augenblickliche physiologische Zustand des ganzen Weichkörpers oder auch die promorphologischen Verhältnisse des letzteren eine Rolle spielen. Auf die erste Möglichkeit weisen diejenigen Stacheln hin, welche *Aulacantha-* oder *Aulographonium*-Nadeln als Grundlage benutzt haben und in ihren äußeren Umrissen deutlich die Form der letzteren wiedergeben (Taf. IV, Fig. 44, 45; S. 590, Textfig. 173), die zweite Möglichkeit wird durch den Vergleich mit gewissen Abnormitäten von *Auloceros trigeminus* (S. 588) und *Astracantha paradoxa* (S. 596) nahegelegt, die dritte Möglichkeit endlich ergiebt sich aus den regelmäßigen Anordnungsverhältnissen, welche die verschiedenen Nadeltypen bei *Aulokleptes ramosus angulatus* (Taf. IV, Fig. 37) zeigen.

IMMERMANN hat ferner die Hypothese ausgesprochen, daß innerhalb der Familie der Aulacanthiden das Verhalten bei *Aulokleptes* ein primitives sei, d. h. ursprünglich hätte sich die Stachelbildung stets an eine Fremdkörpergrundlage angeschlossen, und die Aulacanthiden würden erst im Laufe ihrer Stammesentwicklung allmählich dazu gelangt sein, sich von einer solchen zu emancipieren und die durch die Gestalt der Fremdkörper und der Pseudopodien kausal bestimmte Stachelform nunmehr auch ohne Zuhilfenahme von Fremdkörpern herzustellen.

Dieser Hypothese gegenüber ist auf die bei den Aulacanthiden weit verbreitete Neigung aufmerksam zu machen, die Radialstacheln anderer Aulacanthiden in ihren Weichkörper aufzunehmen und sie, indem sie dieselben in eine radiäre Stellung bringen, ihrem eigenen Skelette einzuverleiben. Insbesondere findet man bei tropischen Exemplaren von *Aulographis pandora* und *Auloceros arborescens* sehr häufig Nadeln verschiedener *Aulacantha*-Arten, welche genau die nämliche Anordnung und wohl auch dieselbe Funktion wie die eigenen Radialstacheln haben. (Näheres im Syst. Teil, S. 15 f.)

Unter Berücksichtigung dieser Thatsache gelangt man aber, wie ich glaube, zu einer ungezwungeneren Auffassung bezüglich des Verhältnisses von *Aulokleptes* zu den übrigen Aulacanthiden, als dies von der phylogenetischen Hypothese IMMERMANN's aus möglich ist. Offenbar sind, vom vergleichend-morphologischen Gesichtspunkte aus, dem eben beschriebenen Verhalten von *Aulographis* und *Auloceros* diejenigen verhältnismäßig seltenen Fälle anzureihen, in welchen Aulacanthidennadeln von *Aulokleptes*-Individuen aufgenommen und als Grundlage für die eigenen Nadeln benutzt werden, und diese Befunde scheinen mir ihrerseits die Brücke zu bilden, welche hinüberführt zu dem normalen Verhalten der *Aulokleptes*-Arten, bei denen, wie gezeigt wurde, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle Diatomeengehäuse als Fremdkörpergrundlage Verwendung finden. Wir hätten also eine Reihe, in welcher *Aulographis* und *Auloceros* mit einverleibten Aulacanthidennadeln den Anfang, die *Aulokleptes*-Individuen mit Aulacanthidennadeln die Mitte und die *Aulokleptes*-Individuen mit Diatomeengehäusen das Ende bilden. Während nun bei der ersten Gruppe die Aufnahme der Fremdkörper eine mehr zufällige und ihre Einverleibung eine losere ist, findet bei *Aulokleptes* und, wie ich gleich hinzufügen möchte, auch bei *Aulodendron antarcticum* HAECKEL (vergl. Taf. X, Fig. 94, 95) die Aufnahme der Fremdkörper in konstanter und gleichzeitig in bestimmt angepaßter Weise statt, indem dieselben in den häutigen Stachelanlagen eingeschlossen und zu ihrer Versteifung benutzt werden.

Danach würde es sich bei *Aulokleptes* nicht, wie IMMERMANN will, um ein ursprüngliches Verhältnis, sondern um eine sekundäre Anpassung handeln, und die Aufnahme der Fremdkörper würde weniger einen ätiologischen, als einen teleologischen Sinn haben. Dieses Verhältnis würde das gleiche bleiben, falls die schon früher angedeutete Vermutung zuträfe, wonach die Anlagen der Aulacanthidennadeln, ähnlich wie die der Skelettteile der Aulosphäriden, von „Primitivnadeln" ihren Ausgang nehmen. Denn in diesem letzteren Falle dürfte es sich bei *Aulokleptes* und *Aulodendron* nur um eine Substitution der autogenen durch eine fremde Nadelgrundlage handeln.

Auf einen Punkt von entwicklungsphysiologischem Interesse möge hier noch besonders aufmerksam gemacht werden, nämlich auf die vollkommene Einverleibung oder Amalgamierung, welche die Substanz der aufgenommenen Fremdkörper erfährt. Ebenso wie bei den Stacheln von *Auloceros* die sekundäre Füllsubstanz nur in statu nascendi scharf von der primären Kieselrinde getrennt zu sein pflegt, später aber mit letzterer in der Regel zu einer homogenen

Masse verschmilzt, so werden auch die von *Aulokleptes* und *Aulodendron* aufgenommenen Aulacanthiden-Nadeln und Diatomeengehäuse vollkommen der von außen nach innen an sie herantretenden Füllsubstanz einverleibt (vergl. Taf. IV, Fig. 44, 45; Taf. X, Fig. 94; Taf. XLIII, Fig. 319, 220 u. a.). Allerdings kommt ihre Form noch in dem definitiven Stachellumen in klarster Weise zum Ausdruck, und auch die Teilungsnarben und einige andere Strukturverhältnisse der Diatomeenschalen bleiben vielfach noch erhalten, aber die Substanz der Fremdkörper verschmilzt so vollkommen mit der sekundären Kieselsubstanz des *Aulokleptes*- oder *Aulodendron*-Stachels, daß von einem doppelten Schalenkontur in der Regel nichts mehr zu sehen ist. Ein ähnlicher Verschmelzungsprozeß wird uns bei den Aulosphäriden und Sagosphäriden begegnen.

Im Anschluß an die Skelettbildungsvorgänge der Aulacanthiden sei kurz der bei den Astracanthiden gemachten Beobachtungen gedacht, insbesondere eines Exemplares von *Astracantha paradoxa* mit weichhäutiger, färbbarer Stachelwandung und mit ebenfalls färbbarer Gallertfüllung (Syst. Teil, S. 384, Textfig. 49). Da bei einem Exemplar einer anderen Astracanthiden-Art (Taf. LXXII, Fig. 532) deutliche Anzeichen eines sekundären Verkieselungsprozesses zu erkennen waren, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß bei den Astracanthiden der Verlauf der Skelettbildung der nämliche ist, wie bei den Aulacanthiden.

Dasselbe muß aber auch, wie eine Reihe von Einzelbeobachtungen erschließen läßt (Syst. Teil, S. 355), für die radiären Skelettteile der Cölodendriden gelten. Es scheint ja an unser Vorstellungsvermögen eine außerordentliche Zumutung gestellt zu werden, wenn wir uns die Entstehung der reich und gesetzmäßig verzweigten Dendriten und Griffel beispielsweise eines *Coeloplegma* (Taf. LXVI, Fig. 496) oder *Coelanthemum* (Taf. LXVIII, Fig. 507) in der Weise denken sollen, daß eine „häutige Stachelanlage“ von der Gestalt einer länglichen, plasmaumhüllten Gallertvakuole gewissermaßen blitzartig nach allen Richtungen, aber in bestimmter Folge und nach bestimmten Größen- und Verzweigungsverhältnissen ihre Primär-, Sekundär- und Tertiäräste ausbreitet. Auch mag es vorläufig als eine Hyothese von sehr geringer Erklärungskraft erscheinen, wenn wir annahmen, daß alle diese komplizierten Gesetzmäßigkeiten in der Verzweigung des Cölodendridenskelettes in letzter Linie in der specifischen Konstitution, im hypermolekulären Aufbau des Plasmas der Vakuolenhaut begründet sein müssen.

Und doch bleibt, soviel ich sehe, kein anderer Ausweg übrig. Ein Versuch, die Gerüstbildungsvorgänge nach dem Vorgang von Dreyer unmittelbar auf die Kräfte und Gesetze der Flüssigkeitsmechanik zurückzuführen, versagt ja bei den Cölodendriden und überhaupt bei allen höher organisierten Tripyleen vollständig. Selbst wenn man zugiebt, daß die Verhältnisse verwickelter sein müssen, als bei allen anderen Radiolarien, und daß „der Stoffaustausch zwischen den verschiedenen Partien des Sarkodekörpers und zwischen diesem und dem umgebenden Medium stärker und reger sein wird und Schichtenbildung, Diffusionsströmungen, Entmischungsvorgänge, Tropfenausscheidung und Blasenbildung, lokale und totale Schwankungen der Oberflächenspannung etc. etc. in der mannigfachsten Weise ineinander greifen“ (Dreyer, 1892, S. 402), selbst dann wird man ja, wie bereits oben (S. 588) ausgeführt worden ist, auch von der Unterlage der Dreyer'schen Hypothese aus unmittelbar vor die „große physiologische Unbekannte“, vor das Rätsel der specifischen Konstitution des formgestaltenden Protoplasmas geführt.

Nun weisen aber gerade die immer wieder citierten Einzelbefunde aus dem normalen und abnormen Entwicklungsvorgange der Cölodendriden und aus demjenigen vieler bedeutend einfacher

gebauter Tripyleen mit Bestimmtheit darauf hin, daß schon die Unterlage und der Ausgangspunkt der DREYER'schen Hyothese wenigstens bei den Tripyleen verlassen werden muß und daß die Gestalt des Tripyleenskelettes nicht durch die Umgebung, durch ein als Gußform dienendes Negativ bedingt sein kann, sondern nur durch specifische Potenzen, die in der Stachelanlage selber gelegen sind und in charakteristischen intracellulären Wachstums- und Sprossungsvorgängen zum Ausdruck kommen. Indem es wahrscheinlich gemacht wurde, daß auch für die am höchsten specialisierten Cölodendridenskelette diese Verhältnisse Gültigkeit haben, scheint mir doch wenigstens ein kleiner Fortschritt in der Erkenntnis angebahnt zu sein, auch wenn wir uns vom Boden unserer heutigen Kenntnisse aus den Entwicklungsverlauf im einzelnen nicht auszudenken vermögen.

Im übrigen würden ja die hier vermuteten Vorgänge und Beziehungen keineswegs ganz isoliert und ohne Analogien dastehen. Erinnern wir uns zunächst daran, daß die kompliziert gebauten Griffel einer *Coelographis* oder eines *Coelanthemum* durch alle Uebergänge mit den regelmäßig dichotomisch verzweigten Dendriten anderer Formen verbunden sind und daß nicht selten beide Bildungen, sei es in Form individueller Abweichungen, sei es abnormerweise, vikarierend füreinander eintreten können (vergl. Syst. Teil, S. 345 f.), so daß also ein prinzipieller Unterschied in der Entstehungsweise der beiden Extreme jedenfalls nicht angenommen werden kann! Nun giebt es aber doch Bildungen im Tierreich, die ungefähr die Organisationshöhe der Dendriten von *Coelodendrum* haben, zum Teil wohl etwas höher stehen, und für welche mit Bestimmtheit ein freies, von äußerer mechanischer Beeinflussung vollkommen unabhängiges Wachstums- und Sprossungsvermögen angenommen werden muß, wenn wir auch leider noch nicht die Vorgänge im einzelnen, die Zahl der beteiligten Zellen u. s. w. kennen. Es sei nur an manche Arthropodenhaare, z. B. an die gefiederten Borsten eines *Calocalanus pavo* oder *plumulosus*, eines *Eucalanus* oder *Augaptilus* erinnert (vergl. GIESBRECHT, 1892, Taf. III, Fig. 1, 3, 5; Taf. IV, Fig. 15). Von derartigen Strukturen sind aber, wie mir scheint, auch die am meisten differenzierten Cölodendridenskelette nur graduell verschieden, und, wenn auch natürlich die Mittel der Formbildung in beiden Fällen nicht genau die nämlichen sind, so darf man sie doch wohl unbedenklich als Analogien betrachten.

Skelettbildung der Aulosphäriden und Sagosphäriden.

Die großenteils aus regelmäßigen, gleichseitig-dreieckigen Maschen zusammengesetzten Gitterschalen der Aulosphäriden und Sagosphäriden gehören zu denjenigen Tripyleenskeletten, deren Entstehung vom Boden der mechanischen Gerüstbildungslehre DREYER's aus schlechterdings nicht begreiflich ist. Abgesehen von den Achsenfäden und anderen feineren Strukturverhältnissen, welche speciell die Aulosphäridenskelette aufweisen und deren Entstehung nur mittelst einer Reihe von Hilfsannahmen erklärt werden könnte, müßte als Ausgangspunkt für die hexagonale Struktur der Gitterschalen eine Anordnung der formbestimmenden Alveolen angenommen werden, welche vollkommen außerhalb der Regeln der Blasenmechanik steht. In der That weisen denn auch eine Reihe von Einzelbefunden, insbesondere auch die gerade bei dieser Gruppe sehr häufigen teratologischen Vorkommnisse, mit Bestimmtheit darauf hin, daß bei der Genese des Aulosphäriden-

und Sagosphäridenskelettes im wesentlichen die nämlichen Bildungsfaktoren eine Rolle spielen wie bei der Entstehung der Aulacanthidenstacheln.

Von Wichtigkeit dürfte vor allem die Beantwortung der Frage sein, ob überhaupt die Aulosphäriden- und Sagosphäridenskelette bei der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung zusammengefaßt und ob etwa die einen als ontogenetische Durchgangsstufen der anderen betrachtet werden dürfen. Auf den ersten Anblick scheint es, als ob die Sagosphäriden mit ihren massiven, in den Knotenpunkten verschmolzenen Skelettbalken (S. 488, Textfig. 114), wie dies auch Haeckel meint, einen primitiveren Typus darstellen als die Aulosphäriden mit ihren hohlen, von einem Achsenfaden durchzogenen und durch kunstvolle Gelenke miteinander verbundenen Kieselröhren (S. 486, Textfig. 111). Indessen ergiebt sich aus einigen Befunden mit größter Wahrscheinlichkeit, daß das Gegenteil richtig ist. Ein entscheidendes Bild (Taf. XLVIII, Fig. 368; Textfig. 180) hat insbesondere das Skelett einer antarktischen *Sagenoarium*-Art geliefert, welches hinsichtlich der Beschaffenheit der Knotenpunkte durchaus den Charakter einer Sagosphäride aufwies, dabei aber zahlreiche hohle, von einem Achsenfaden durchzogene Skelettbalken und Radialstacheln besaß. Allerdings kommt es auch vor, daß umgekehrt Aulosphäridenskelette in einzelnen Knotenpunkten Anklänge an die Sagosphäriden zeigen (Textfig. 175), indessen kann es bei einem Vergleich aller Vorkommnisse kaum einem Zweifel unterliegen, daß die ersterwähnte Aberration von *Sagenoarium* mit ihren an *Aulosphaera* erinnernden Charakteren eine Hemmungsbildung oder auch eine normale Durchgangsphase und nicht etwa eine progressive Weiterbildung darstellt und daß also die typischen Sagosphäridenskelette durchweg einen aulosphäroiden Zustand passieren, während andererseits solche Aulosphäridenskelette, welche Anklänge an die Sagosphäriden zeigen, viel eher den Charakter von eigentlichen Monstrositäten haben. Alles in allem würden also die Aulosphäriden gegenüber den Sagosphäriden als jugendlichere Typen zu betrachten sein, ebenso wie z. B. innerhalb der Familie der Aulacanthiden hohle Terminalbildungen einen ursprünglicheren Charakter haben als massive, und ferner darf behauptet werden, daß die Skelette der Aulosphäriden und Sagosphäriden die gleichen ontogenetischen Anfangsstufen durchlaufen.

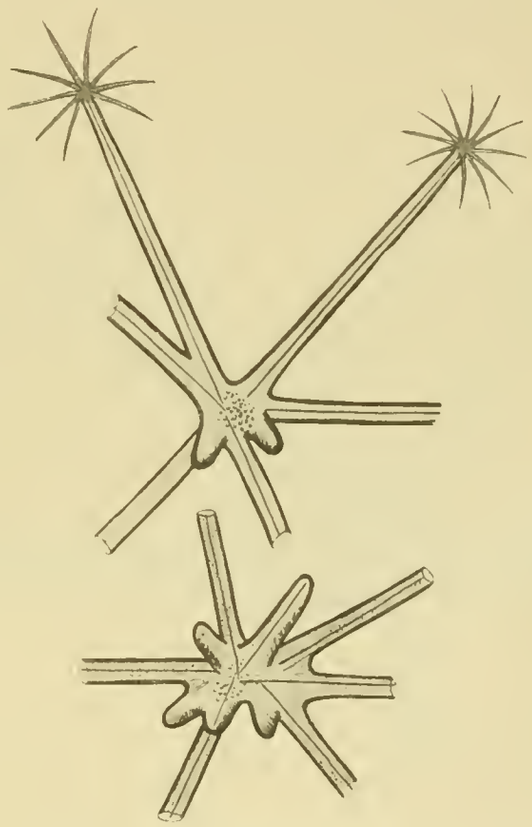


Fig. 180. Knotenpunkte aus einem unfertigen Skelett von *Sagenoarium anthophorum* n. sp.

Speciell für die Aulosphäriden bin ich ferner auf Grund einer vergleichenden Betrachtung aller Abnormitäten zu dem Ergebnis gelangt, daß die einzelnen Tangentialbalken, sowie die Radialstacheln, ähnlich wie die Aulacanthidennadeln, ihrer ersten Anlage nach als selbständige Skelettelemente zu betrachten sind, und ferner, daß ihre Größe und Anordnung durch die

zuerst abgeschiedenen Achsenfäden oder Primitivnadeln bestimmt wird. Die Gründe, welche mir für diese Anschauungen zu sprechen scheinen, sind im Systematischen Teil (S. 105 ff.) ausführlich erörtert worden, hier sei nur auf die überzähligen, versprengten, mit dem Gitterwerk nur lose zusammenhängenden Skelettelemente hingewiesen, welche mit Bestimmtheit für eine relativ unabhängige Entstehung der einzelnen Skelettteile sprechen (Taf. XLV, Fig. 341, 342 u. a.), und andererseits auf gewissse abnorme, „schienengeleisähnliche" Gitterwerke, bei denen die Wandung der Tangentialröhren durch vorspringende Achsennadeln vielfach ausgebuchtet und ausgezogen ist (Textfig. 181 *a—c*). Hier wird man kaum die Annahme umgehen können, daß die Achsenfäden oder Primitivnadeln die eigentlich formbestimmenden Elemente darstellen.

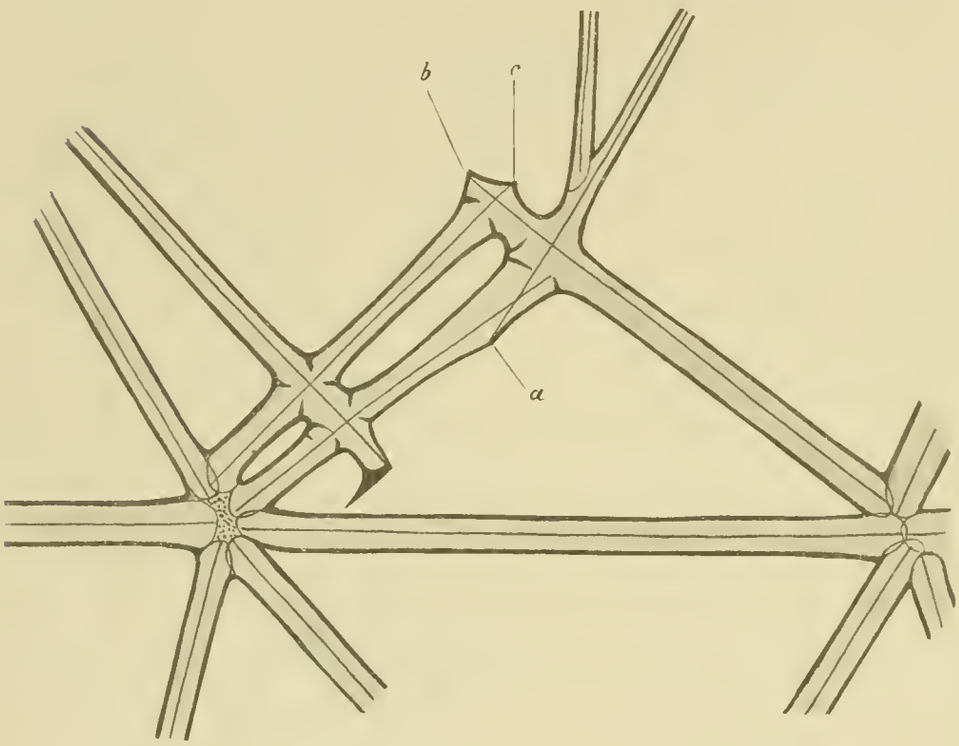


Fig. 181.

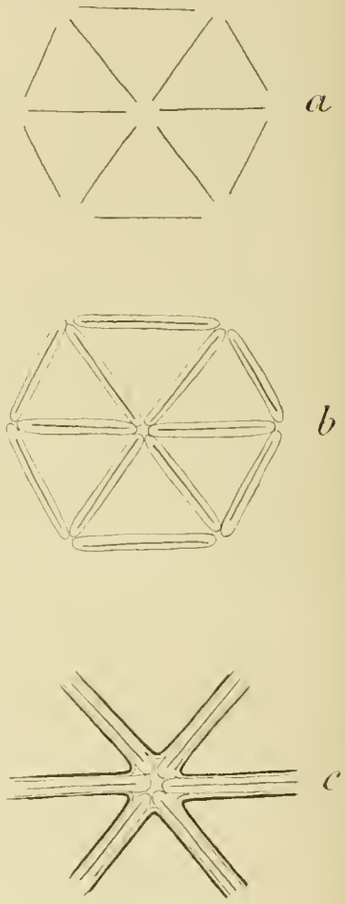


Fig. 182.

Fig. 181. Partie aus einem monströsen *Auloscena*-Skelett. Bei *a*, *b*, *c* Vorstülpungen der primären Kiesellamelle, durch die vorspringenden Enden der Primitivnadeln hervorgerufen.
Fig. 182. Entstehung des Aulosphäridenskelettes schematisch.

So gelangt man zunächst zu folgender Auffassung bezüglich der Entstehung eines *Aulosphaera*-Skelettes (Textfig. 182): In einer oberflächlichen Schicht des Weichkörpers werden zunächst die Primitivnadeln und zwar wahrscheinlich als außerordentlich feine, hohle Fäden abgeschieden. Diese haben entweder von vornherein eine regelmäßige Anordnung oder werden erst nach ihrer Abscheidung durch richtende Centren (s. unten) in bestimmter Weise orientiert (Textfig. 182 a). Um die Primitivnadeln herum scheiden sich dann Gallertvakuolen ab (Textfig. 182 b), ebenso wie sich bei *Aulokleptes* oder *Aulodendron* um die aufgenommenen Diatomeengehäuse zunächst Vakuolen bilden müssen und ebenso wie im Phäodium der Tripyleen um die als Nahrung

dienenden Fremdorganismen die Phäodellen in Gestalt von Schleimvakuolen abgeschieden werden. Man wird sich zu denken haben, daß zwischen den Kieselnadeln oder Kieselröhrchen und der sie umgebenden Matrixschicht Gallerte secerniert wird und daß diese Gallerte momentan aufquillt, so wie etwa die Gallerte zwischen der Dotterhaut und dem Eikörper des befruchteten Seeigeleies zum raschen Aufquellen kommt. Die Matrixschicht wird nun zur Vakuolenhaut, worauf von seiten dieser die Kieselwandung der Tangentialbalken und Radialstacheln abgeschieden wird. Ueber das Wesen und den Verlauf dieses letzteren Prozesses bin ich zurzeit nicht imstande, Genaueres zu sagen, nur weist die Beschaffenheit der „Gelenkkapseln", durch welche in jedem einzelnen Knotenpunkte die benachbarten Tangentialbalken miteinander verbunden werden (S. 486, Textfig. 111), darauf hin, daß die Lamellenbildung wenigstens in der nächsten Nähe der Knotenpunkte in zwei Etappen vor sich geht (Textfig. 182 c).

Es fragt sich noch, was man sich unter den „richtenden Centren" vorzustellen hat. Bei einem Versuch, die regelmäßige Stachelanordnung und die Achsendifferenzierung gewisser Radiolarien zu erklären, hat Dreyer (1892, S. 410) angenommen, daß sich zwischen den Pseudopodien ein „Kampf ums Dasein" abspielt und daß Hand in Hand damit die Verringerung der Pseudopodienzahl so lange weiter geht, „bis eine Anzahl gleich starker, von gleich großen Gebieten umgebener, also möglichst weit voneinander entfernter Pseudopodien resultiert, mit einem Worte, bis das Gleichgewicht hergestellt ist". Durch die Lage der übrig gebliebenen Hauptpseudopodien ist die Anordnung der von ihnen gebildeten Radialstacheln bedingt. In Anlehnung an diese Hypothese Dreyer's könnte man sich denken, daß bei der Bildung des Aulosphäridenskelettes die Durchschnittspunkte der Pseudopodien mit der äußeren Sarkodeschicht zu den Knotenpunkten der Gitterschale werden, daß also die Zahl und Anordnung der Gitterknoten in letzter Linie durch einen Konkurrenzkampf der Pseudopodien bestimmt wird. Indessen müßten in diesem Falle, wie nicht näher ausgeführt werden soll, für eine ganze Reihe von Erscheinungen Hilfsannahmen gemacht werden, so für die nicht-sphärischen (birn- und spindelförmigen) Gehäusetypen, für die Schalen der Sagenoscenen und Sagenoarien mit zwei übereinander liegenden Etagen von Knotenpunkten u. s. w.

Vielleicht darf man daher auch an die Möglichkeit denken, daß die „richtenden Centren", nach welchen sich die Achsenfäden der Tangentialbalken und Radialstacheln orientieren, den Wert von centralkörperlosen oder centralkörperhaltigen „Attraktionssphären" haben, wie sie bei zahlreichen Protozoen zur Beobachtung gelangt sind. Dieser Gedanke liegt, wie mir scheint, deshalb nahe, weil bekanntlich bei Heliozoen *(Acanthocystis)* die Achsenfäden der Pseudopodien (Axopodien), also gewissermaßen die Homologa der radiären Skelettelemente der Radiolarien, sich ebenfalls in einem Centralkorn vereinigen, welches sich bei der Teilung wie ein Metazoencentrosom verhält (Schaudinn, 1896). Danach würde man sich vorzustellen haben, daß die richtenden Centren sich auf Grund eines multiplen Teilungsprozesses, ähnlich dem Zweiteilungsprozeß der Attraktionssphären, bezw. der Centralkörper, vermehren und sich unter gegenseitiger Abstoßung in der Oberflächenschicht des Weichkörpers gleichmäßig verteilen. Daß die Skelettknotenpunkte, welche nunmehr in diesen richtenden Centren ihre Entstehung nehmen, ganz bestimmte Gleichgewichtslagen, nämlich vorzugsweise die Dreiecks- und Viereckssstellung einnehmen (Syst. Teil, S. 107), würde sich dann als eine natürliche Folge der gegenseitigen Abstoßung der richtenden Centren ergeben.

Welche der beiden Annahmen die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat, möchte ich nicht weiter diskutieren. Möglicherweise sind ja alle derartigen Versuche, die Entstehung und regelmäßige Anordnung der Knotenpunkte der Gitterschalen auf einfachere, „bekannte" Erscheinungen zurückzuführen, von vornherein illusorisch, und wir stehen bereits unmittelbar vor promorphologischen Verhältnissen, welche der direkte Ausdruck der specifischen Konstitution der Sarkode sind. Nur das Experiment würde im stande sein, diese Fragen der Entscheidung näher zu bringen.

Die Untersuchungen über die Entwicklung des Aulosphäriden- und Sagosphäridenskelettes haben so wenig, wie die an den Aulacanthiden gemachten Beobachtungen zu einer vollkommenen Klarlegung der Ontogenese geführt. Immerhin darf wohl als feststehend betrachtet werden, daß auch das Aulosphäriden- und Sagosphäridenskelett seine Entstehung einer Anzahl teils aufeinanderfolgender, teils zusammenwirkender Einzelprozesse verdankt und daß es sich dabei im wesentlichen um die nämlichen Grundvorgänge handeln dürfte, wie bei der Entwicklung der Aulacanthidennadeln. Nur war anzunehmen, daß die Bildung der ersteren von der Abscheidung feiner Primitivnadeln ihren Ausgang nimmt, und ferner daß richtende Centren irgendwelcher Art eine Rolle spielen. Indessen ist der Unterschied vielleicht nicht so groß, wie es auf den ersten Anblick erscheint: denn auf der einen Seite finden sich ja auch bei den Aulacanthiden im Tangentialmantel und in den Stachelhülsen (Syst. Teil, S. 12) Gebilde, die den Charakter der Primitivnadeln besitzen, und im Hinblick auf die Verhältnisse bei *Aulokleptes* und *Aulodendron* ist es sogar nicht ganz ausgeschlossen, daß auch bei der Stachelbildung der Aulacanthiden „Primitivnadeln" eine vorübergehende Rolle spielen, auf der anderen Seite kennen wir ja wenigstens einige Aulacanthiden, bei welchen die Radialstacheln und damit die Durchschnittspunkte dieser letzteren und des Tangentialmantels eine mehr oder weniger bestimmte Orientierung haben und bei denen also ebenfalls Lokalisationen und orientierende Kräfte irgend welcher Art anzunehmen sind (vergl. *Aulokleptes ramosus angulatus,* Taf. IV, Fig. 37).

Ein ähnlicher Entwicklungsverlauf, wie für das Aulosphäriden- und Sagosphäridenskelett, muß auch für die Cannosphäriden angenommen werden (Taf. XV, Fig. 144, S. 489, Textfig. 115), nur daß hier mit Rücksicht auf die alternierende Besetzung der Knotenpunkte mit Radialstacheln und mit Radialbalken, auf die Ausstattung der Tangential- und Radialbalken mit Ankerfädchen, sowie auf die Beschaffenheit der inneren Schale Einzelprozesse komplizierterer Art vorausgesetzt werden müssen. Abgesehen von den stachellosen Varianten (Taf. XIV, Fig. 143) fehlen mir indessen Bilder, welche für die Beurteilung der ontogenetischen Vorgänge von irgend welcher Bedeutung sein könnten.

Auch für die gemeinsamen Gitterschalen der koloniebildenden Tuscaroriden muß eine homologe Entstehung angenommen werden, indessen fehlen auch hier bis jetzt ontogenetische und teratologische Bilder.

Die Skelettbildung der Castanelliden.

Es war für mich eine große Ueberraschung, bei zahlreichen Castanellidenskeletten Hinweise darauf zu finden, daß die einfache, von rundlichen Poren durchbrochene Gitterschale der Casta-

nelliden (Textfig. 183) den nämlichen komplizierten Entwicklungsvorgängen ihre Entstehung verdankt wie das Skelett der Aulosphäriden mit seinen geraden, hohlen, von Achsenfäden durchzogenen, meist in Form von regelmäßigen trigonalen Maschen verbundenen Tangentialbalken, ja daß man sogar, ontogenetisch betrachtet, die Gitterschale der Castanelliden gegenüber dem Aulosphäridenskelett in einer Hinsicht eher als eine höhere Organisationsstufe zu betrachten hat. Es waren namentlich einige antarktische Tiefseestationen, welche von mehreren *Castanidium*-Arten neben anscheinend normalen ontogenetischen Stadien überaus zahlreiche Aberrationen und Monstrositäten geliefert haben, die vielfach weitgehende Anklänge an die Strukturverhältnisse des Aulosphäridenskelettes zeigten. Andererseits kam mir am Schlusse meiner Untersuchungen ein *Aulosphaera*-Skelett zu Gesicht, welches in einzelnen Knotenpunkten wesentliche Charaktere der Castanellidenschale erkennen ließ (S. 599, Textfig. 175 bei *b*).

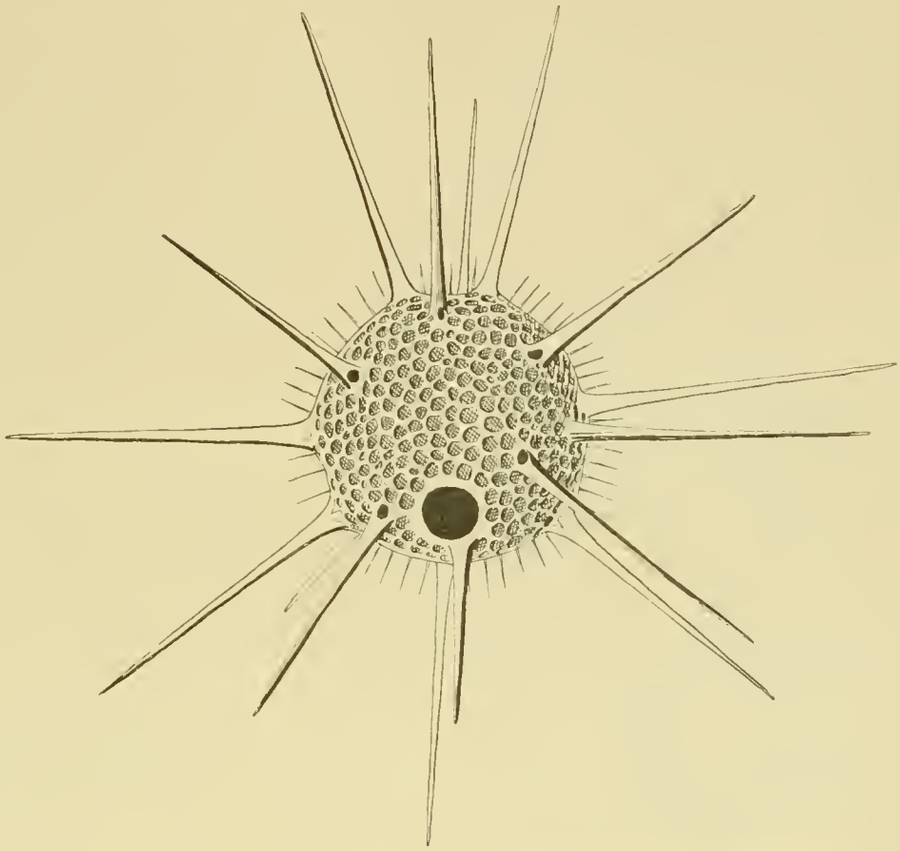


Fig. 183. *Castanidium sol* n. sp.

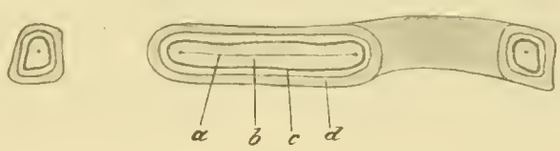


Fig. 184. Schnitt durch eine noch weichhäutige Schale von *Castanidium* sp. *a* Primitivnadeln, *b* die geschrumpfte Gallerte, *c* die Vakuolenhaut oder Matrixschicht, *d* die noch häutige Grenzlamelle.

Unter jenen antarktischen Castanelliden-gehäusen befanden sich zunächst „weichhäutige" Formen mit stark färbbarer Schale. Häufig, namentlich auf Schnittbildern (Textfig. 184), war an diesen Schalen eine deutliche Struktur zu erkennen, nämlich ein System von feinen Achsennadeln, welche durchaus den Primitivnadeln der Aulosphäridenschale entsprechen und die Mitte der Gitterbalken einnehmen (Textfig. 184 *a*); ferner die noch färbbare, plasmolytisch geschrumpfte Füllgallerte *(b)*, welche von einer dunkler tingierten Vakuolenhaut *(c)* umgeben war, und eine ebenfalls noch färbbare Grenzlamelle oder Rinde *(d)*, in welcher offenbar noch keine Kieselsubstanz abgelagert war. Relativ häufig fanden sich sodann Stadien, welche ebenfalls noch eine färbbare Beschaffenheit der Skelettteile aufwiesen, daneben aber bereits poröse Kieselein-

lagerungen erkennen ließen (Textfig. 185). In der färbbaren Achse der Balken waren in der Regel noch die Primitivnadeln deutlich zu erkennen (Textfig. 185 *c*); in einigem Abstand folgte ein hohler, opak oder porös erscheinender Kieselcylinder, welcher mit der sekundären Füllsubstanz der Aulacanthidennadeln zu vergleichen ist *(b)*, während die Grenzlamelle in der Regel, wenn auch nicht immer, homogen verkieselt war und in Oberflächenansicht als ein schmaler, heller, die Poren umfassender Saum erschien *(a)*.

An diesen weichhäutigen und halbverkieselten Skeletten waren vielfach Abnormitäten verschiedener Art, insbesondere verkümmerte Radialstacheln (Taf. XXXVIII, Fig. 291), zu beobachten, und außerdem traten neben ihnen zahlreiche ausgesprochene Monstrositäten auf, so birnförmige Gehäuse mit seitlicher Pylomöffnung (Taf. XL, Fig. 295), Gehäuse mit mehreren Pylomöffnungen (Taf. XL, Fig. 295a), ferner solche mit doppeltem Gitterwerk (Taf. XXXVIII, Fig. 289), mit verkrüppelten Radialstacheln (Taf. XXXVI, Fig. 275, 276), ganz stachellose Formen (Taf. XXXVI, Fig. 277) u. s. w. Es steht deshalb nicht fest, ob jene weichhäutigen Exemplare wirklich normale Entwicklungsstadien oder ob sie Hemmungsbildungen darstellen, jedenfalls weisen sie aber mit Sicherheit darauf hin, daß in den Anfangsphasen der Ontogenese die Castanellidenschale die nämliche Gliederung zeigt und ihre Entstehung den nämlichen Entwicklungsfaktoren und Einzelprozessen verdankt, wie das Aulosphäridenskelett, und dieser Eindruck wird noch verstärkt durch solche Bilder, bei welchen die genannten Einzelstrukturen eine augenfällig geradlinige, wagenspurähnliche Anordnung zeigen (Taf. XL, Fig. 299, 299a, 299b; Textfig. 186) und so an jene schienengeleisartigen Mißbildungen von *Aulosphaera* erinnern, von welchen früher die Rede war (Textfig. 181).

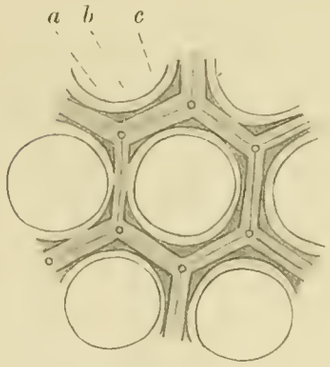


Fig. 185. Halbverkieselte Schale von *Castanidium*. *a* Grenzlamelle oder Rinde, *b* sekundäre Kieselsubstanz, *c* Primitivnadeln.

Faßt man alle genannten Bilder und außerdem die unzweideutig monströsen Vorkommnisse zusammen, so gelangt man zu dem Ergebnis, daß auch die Castanellidenschale einer Kombination von rasch verlaufenden Sekretions-, Quellungs- und Verkieselungsprozessen ihre Entstehung verdankt, also jedenfalls nicht als eine simultan entstandene Gußmasse im Sinne der DREYERschen Hypothese aufgefaßt werden kann. Als die aufeinander folgenden Elementarprozesse möchte ich dabei betrachten: die Abscheidung der feinen Primitiv- oder Achsennadeln und ihre Orientierung unter der Wirkung richtender Centren (der späteren Knotenpunkte der Gitterschale); die Bildung cylindrischer, gallertiger, die Achsennadeln umschließender und in den Knotenpunkten zusammenfließender „Vakuolen“; einen primären Verkieselungsprozeß, welcher von der die Vakuolen umhüllenden Sarkodehaut (Vakuolenhaut) seinen Ausgang nimmt und zur Bildung der Grenzlamellen (der primären Kieselrinde, Textfig. 185a) führt; einen sekundären und wohl noch einen tertiären Verkieselungsprozeß, welche sich auf die weichen Teile der Balkenmitten (die Markschicht) erstrecken, und von welchen der erstere zunächst zur Bildung hohler, poröser, porzellanartiger Kieselcylinder (Textfig. 185b) führt, der letztere mit der vollkommenen Ausfüllung der Balkenmitten und der Einschmelzung (Amalgamierung) der Achsenfäden abschließt. Nicht selten sieht man übrigens auch Individuen, bei welchen das ganze Balkenmark gleichmäßig von einer porösen, porzellanartigen Masse gebildet

wird, deren Beschaffenheit im Canadabalsampräparat in den mit Luft durchtränkten Schalenpartien (Textfig. 187, links unten) deutlich hervortritt, während in den luftleeren, homogen erscheinenden Schalenteilen vielfach die Achsennadeln zur Ansicht kommen. Die Skelette solcher Exemplare zeigen in ihrer Struktur eine große Uebereinstimmung mit den Tuscaroren- und Circoporiden-Gehäusen.

Gegenüber den Aulosphäridenskeletten treten hauptsächlich zwei Unterschiede hervor, nämlich die mehr unregelmäßige Anordnung der richtenden Centren und die mangelnde Selbständigkeit der einzelnen Skelettelemente. Die letztere Eigentümlichkeit ist wohl so zu erklären, daß die um die Primitivnadeln gebildeten Gallertvakuolen gleich bei ihrer Entstehung in den Knotenpunkten zusammenfließen. Wenn dann die Verkieselung stattfindet, so setzt sich die primäre Kieselrinde als eine kontinuierliche Schicht von einem Balken auf den anderen fort, und da, im Gegensatz zu den Aulosphäriden, gewöhnlich noch eine sekundäre und tertiäre Verkieselung hinzukommt, so erscheinen die Balken der Castanellidenschale schließlich als massive, in gleichmäßiger Krümmung (ohne scharfe Winkel) ineinander übergehende Gebilde.

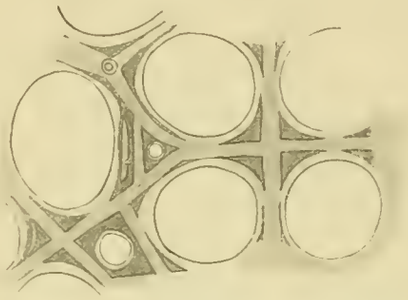


Fig. 186. Halbverkieselte Schale von *Castanidium* mit schienengeleisähnlichen Strukturen.

Daß aber keine prinzipiellen Gegensätze zwischen der Entstehung der Castanellidenschale und derjenigen des Aulosphäridenskelettes bestehen, darauf weisen, worauf nochmals aufmerksam gemacht werden soll, einerseits die Castanellidenschalen mit mehr oder weniger geradlinigen, wagenspurähnlichen Strukturen hin (Textfig. 186), andererseits das wiederholt besprochene *Aulosphaera*-Skelett, bei welchem einzelne Knotenpunkte infolge Zusammenfließens der Tangentialbalken den abgerundeten Charakter eines Knotenpunktes von *Castanidium* erhalten haben (Textfig. 175 b). Diese Abnormitäten, durch welche die Strukturverschiedenheiten zwischen der Castanellidenschale und dem Aulosphäridenskelett wesentlich ausgeglichen werden, zeigen im übrigen, daß der im fertigen Zustand sehr beträchtlich erscheinende Unterschied in erster Linie zurückzuführen ist auf eine verschiedene Oberflächenspannung der Vakuolenhäute. Die Beschaffenheit der Vakuolenhaut bedingt im einen Fall, bei den Aulosphäriden, ein Selbständigbleiben, im anderen, bei den Castanelliden, ein Zusammenfließen der Gallertvakuolen vor Eintritt der Verkieselung, eine Verschiedenheit, auf welche weiter unten nochmals eingegangen werden soll.

Geschlossene Schalen vom Tuscaroren- und Challengeridentypus[1]).

Während die isolierten Kieselröhren der Aulacanthiden, die regelmäßigen Gitterwerke der Aulosphäriden und Sagosphäriden und die porendurchbrochenen Schalen der Castanelliden der ontogenetischen Betrachtung einigermaßen zugänglich waren und den Gang der Skelettbildung wenigstens in seinen allgemeinen Zügen erkennen ließen, sah ich mich außer stande, bei zwei

1) Zur Orientierung in systematischer Hinsicht möge kurz daran erinnert werden, daß die Castanelliden, Circoporiden, Tuscaroriden und Porospathiden als Phaeocalpia, die Challengeriden und Medusettiden als Phaeogromia je eine engere Gruppe bilden.

anderen Haupttypen des Tripyleenskelettes einen genaueren Einblick in den Entwicklungsverlauf zu erlangen, nämlich bei der geschlossenen, „porzellanartigen" Tuscarorenschale und bei den Challengeridengehäusen mit ihrer „Diatomeenstruktur". Allerdings liegen mir sowohl von Tuscaroren, wie von Challengeriden häutige, färbbare Skelettzustände vor, aber diese zeigten (wenn es sich nicht, wie z. B. bei einer Tuscaretta, um einen eigentlichen Krüppel handelte) bereits die endgültige Gestalt, und es standen keine Bilder aus dem normalen oder pathologischen Entwicklungsverlauf zur Verfügung, welche auf die während des weichhäutigen Zustandes vor sich gehenden Bildungsvorgänge ein Licht geworfen hätten.

Man wird daher nur die Vermutung aussprechen dürfen, daß wenigstens die porzellanartigen Gehäuse der Circoporiden und Tuscaroriden hinsichtlich ihrer Entstehung in wesentlichen Punkten mit den Schalen der Castanelliden übereinstimmen müssen. Schon die allgemeinen Formverhältnisse, die Beschaffenheit und Insertion der Radialstacheln u. s. w. weisen ja auf eine engere Verwandtschaft dieser drei, von mir in der Unterordnung der Phaeocalpia vereinigten Familien hin (vergl. Syst. Teil, S. 142), und überdies zeigen, wie oben erwähnt wurde, viele Individuen von *Castanidium* (Textfig. 187) auch hinsichtlich der feineren Schalenstruktur eine sehr große Aehnlichkeit mit manchen Circoporiden und namentlich mit den Tuscaroriden: hier wie dort setzt sich die Schale im wesentlichen aus drei Strukturelementen zusammen, nämlich aus der äußeren und inneren Grenzlamelle, der porösen, porzellanartigen Füllsubstanz und aus den tangential gelagerten, feinsten Kieselfäden.

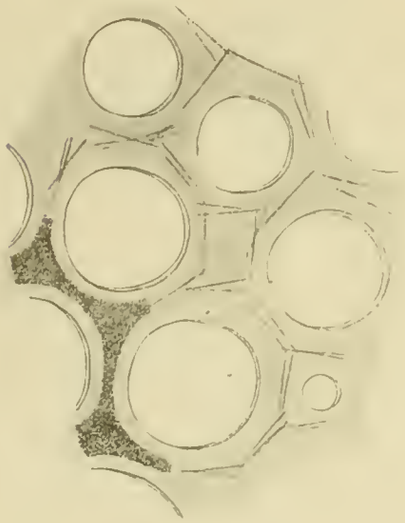


Fig. 187. Schale von *Castanidium* mit Achsenfäden und Porzellanstruktur.

Fig. 188. Durchschnitt durch die Schale von *Circospathis sexfurca*.

Bei den erwähnten Castanidien sind die letzteren etwas unregelmäßig in den Balkenmitten angeordnet (Textfig. 187), bei den Schalen von *Circospathis sexfurca* (Textfig. 188) dagegen, sowie bei den Tuscaroren sind sie innerhalb der porzellanartigen Füllsubstanz in einer einfachen Lage, und zwar näher der inneren als der äußeren Grenzlamelle gelagert. Die Poren der Castanelliden finden überdies in den Basalporen der Circoporidenstacheln ihr unzweifelhaftes Homologon, während allerdings die Porenkanäle der Tuscaroriden nicht ohne weiteres als entsprechende Gebilde betrachtet werden können. Angesichts aller jener strukturellen Uebereinstimmungen wird man in der That von vornherein zu der Auffassung geführt, daß die Schalen der drei genannten Phäocalpienfamilien im wesentlichen auch eine gleichartige Entstehung haben müssen, daß also bei dem Aufbau der Circoporiden- und Tuscaroridenschale nicht bloß die nämlichen Einzelprozesse sich abspielen, wie bei der Entwicklung des Castanellidenskelettes, sondern daß auch die Reihenfolge, in welcher sie ihren Ablauf nehmen, die gleiche ist.

Demnach könnte man zu folgenden, zunächst rein hypothetischen Vorstellungen bezüglich der Entstehung der Circoporiden- und Tuscaroridenschale gelangen. Ebenso wie zahlreiche Bilder dafür sprechen, daß beim Aulosphäridenskelett und wahrscheinlich auch bei der

Castanellidenschale die Entwicklung von den feinen Primitivnadeln ihren Ausgang nimmt, so wäre es denkbar, daß auch bei *Circospathis* und bei den Tuscaroren die rätselhafte, außerordentlich dünne Lage von Primitivnadeln, welche im Verhältnis zur Schalendicke viel zu schwach sind, um eine mechanische Rolle zu spielen, irgend eine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung habe. Man könnte also die Ansicht haben, daß auch hier zunächst die Abscheidung der Primitivnadeln stattfindet. Ebenso wie ferner die häutigen Skelettanlagen der Castanelliden und Aulosphäriden wahrscheinlich in der Weise entstehen, daß zwischen den Primitivnadeln und ihrer dünnen Matrixschicht Gallerte zur Abscheidung gelangt und so die ersteren von einem cylindrischen Gallertmantel umhüllt werden, welcher seinerseits von der auseinandergedrängten Matrixschicht (Vakuolenhaut) umgeben ist (Textfig. 184), so könnte man sich denken, daß auch bei den Circoporiden und Tuscaroriden zunächst in Anlehnung an die Primitivnadeln, innerhalb ihrer Matrixschicht, eine Schicht Gallerte abgelagert und daß dann unter Verdickung (?Aufquellung) der letzteren die plasmatische Matrixschicht der Primitivnadeln delaminiert, d. h. in eine Matrix für die äußere und eine für die innere Grenzlamelle gespalten wird. Schließlich würde dann die Gallertschicht, ähnlich dem Balkenmark vieler Castanellidenschalen (Textfig. 187), zu einer feinspongiösen, porösen Füllsubstanz verkieseln.

Ich würde große Bedenken tragen, diese rein hypothetische Darstellung überhaupt vorzulegen, wenn nicht die Anschauungen über die Entstehung des Castanellidenskelettes in sehr zahlreichen Einzelbeobachtungen eine kräftige Stütze finden würden, und wenn nicht a priori für sämtliche Phäocalpien ein im wesentlichen homologer Entwicklungsverlauf angenommen werden müßte. Im übrigen würde die hier vorgeführte Skelettbildungsgeschichte in gutem Einklang mit den freilich durchaus hypothetischen Vorstellungen stehen, zu welchen Dreyer (1892, S. 209 ff.) bezüglich der Bildung der Thalamophorenschale gelangt ist. Dreyer nimmt nämlich an, daß bei den Thalamophoren die primäre chitinige Cuticulaschale, unter Zwischenlagerung von kohlensaurem Kalk, in ein äußeres und ein inneres Schalenhäutchen gespalten wird und daß das Dickenwachstum und die Schichtung der Schale auf eine successive, vom äußeren Schalenhäutchen ausgehende und nach innen gerichtete Abspaltung organischer Lamellen zurückzuführen ist.

In welcher Weise die Poren der Tuscaroren zu stande kommen, darüber habe ich mir keine bestimmten Vorstellungen gebildet. Man wird wohl sagen dürfen, daß sie in morphologischer Hinsicht wahrscheinlich nicht ohne weiteres den Poren der Castanellidenschalen und den Basalporen der Circoporiden- und Tuscarorenstacheln gleichzustellen sind, daß sie vielmehr Bildungen mehr sekundärer Art darstellen oder aber den einfacheren Poren der Challengeriden homolog sind. Möglicherweise sind, wie dies von Dreyer für andere Formen angenommen wurde, bei ihrer Bildung die Pseudopodien in mehr oder weniger mechanischer Weise beteiligt.

Ebensowenig bestimmte Angaben, wie über die Entstehung der Circoporiden- und Tuscaroridenschale, vermag ich über die Skelettbildung der Phäogromien, also der Challengeriden und Medusettiden, zu machen. Allerdings wurden speciell bei *Challengeria Naresi* ebenfalls weichhäutige, färbbare Schalenstadien mit weichem, im Präparat geschrumpftem oder gefälteltem Peristom gefunden, aber auch hier besaß die Schale schon die definitive Form und Struktur, trotzdem in einzelnen Fällen die Beschaffenheit der Centralkapsel und des Kernes mit Sicherheit darauf hinwies, daß es sich thatsächlich um ganz junge und zwar um normale Entwick-

lungsstadien handeln mußte. So ist man denn auch bezüglich der Entstehungsgeschichte der Challengeriden- und Medusettidenschalen vorläufig nur auf Vermutungen angewiesen.

Im Hinblick auf die eigenartige „Diatomeenstruktur" der meisten Challengeriden könnte man zunächst sehr wohl an die Möglichkeit denken, daß der Bildungsmodus einer Challengeridenschale fundamental verschieden von demjenigen der Phäocalpiengehäuse, insbesondere der Castanellidenschalen sei. Indessen ist darauf hinzuweisen, daß sich doch auch viele morphologische Berührungspunkte zwischen den Phäogromien und Phäocalpien vorfinden, so daß auch bezüglich der Entstehungsgeschichte ihrer Skelette keine prinzipiellen Unterschiede zu erwarten sind. Es sei hier in erster Linie an die *Circocastanea margarita* erinnert, eine neue Form, welche zweifellos zu den Castanelliden gehört, bei welcher sich aber außer den gewöhnlichen Poren im Umkreis der Radialstacheln kranzförmig gestellte, vollkommen abgeschlossene Porenräume vorfinden, welche sehr an die „Kämmerchen" der Challengeriden erinnern (Textfig. 189). Auf der anderen Seite möge hier eine bisher nicht bekannte Challengeride Erwähnung finden, von der ein Schalenbruchstück in T.-St. 149 innerhalb des Phäodiums einer *Aulographis pandora* gefunden wurde, und welche durch ganz außerordentlich große, an die Poren der Castanelliden erinnernde Kämmerchen ausgezeichnet ist (Textfig. 190).

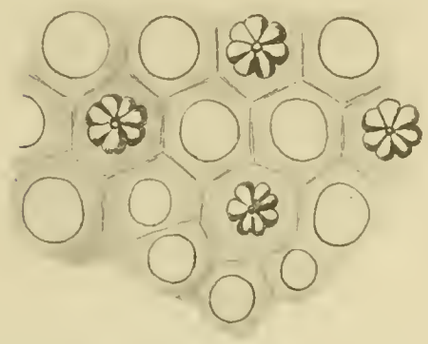


Fig. 189. Schale von *Circocastanea margarita* n. sp.

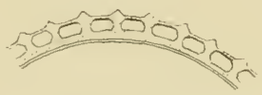


Fig. 190. Durchschnitt durch die Schale einer neuen Challengeride aus T.-St. 149.

Ganz sicher ist es aber, daß folgende Strukturformen der Phäogromien und Phäocalpien einander homolog sind:

dünne Challengeridenschalen mit einer einfachen Lage von kleinen, geschlossenen Kämmerchen („Diatomeenstruktur" s. str.; *Challengeria xiphodon*, Taf. XLIX, Fig. 378); derbwandige Challengeridenschalen mit strichförmigen (zum Teil beiderseits offenen) Porenkanälen („Palissadenstruktur"; *Challengeria Naresi*, Taf. XLIX, Fig. 377); Peristombildungen der Challengeriden mit cylindrischen Porenkammern (Taf. XLIX, Fig. 377);

dünne Medusettidenschalen mit einer einfachen Lage von kleinen, geschlossenen Kämmerchen („Diatomeenstruktur"; *Medusetta inflata*, Taf. LIII, Fig. 437); derbwandige Medusettidenschalen mit strichförmigen Porenkanälen („Palissadenstruktur"; *Euphysetta amphicodon*, Taf. LIII, Fig. 440; S. 286, Textfig. 32); Peristomkrägen von *Gazelletta, Planktonetta, Nationaletta* und *Atlanticella* mit grobwabiger (spongiöser) Innenstruktur (Taf. LIII, Fig. 432, 433; Taf. LIV, Fig. 444; Taf. LVI, Fig. 451); Radialstacheln von *Planktonetta* u. a. mit kurzcylindrischen Waben (Taf. LVI, Fig. 451); Radialstacheln von *Atlanticella* mit flaschen- oder taschenförmigen Waben (Taf. LIII, Fig. 433);

dünne Circoporidenschalen mit einer einfachen Lage von kleinen geschlossenen Kämmerchen („feinwabige Struktur", „Diatomeenstruktur"; S. 174, Textfig. 17a); dicke Circoporiden- und Tuscaroridenschalen mit poröser Füllsubstanz (S. 174, Textfig. 18; S. 616, Textfig. 188);

Castanellidenschalen mit poröser Füllsubstanz (S. 616, Textfig. 187).

Aus dieser Zusammenstellung geht zunächst mit Sicherheit hervor, daß die Strukturverhältnisse der Phäogromien (Challengeriden und Medusettiden) in der That speciell mit denjenigen der Circoporiden und Castanelliden durch alle denkbaren Uebergänge verbunden sind. Ferner ist leicht zu sehen, daß die Grenzlamellen der Phäogromien denjenigen der Phäocalpien entsprechen, während die Kämmerchen und Porenkanäle der Challengeriden nicht, wie vielleicht vom Boden der DREYER'schen Theorie aus zu erwarten wäre, mit den fensterförmigen Poren der Castanelliden und den Basalporen der Circoporiden zu vergleichen sind, sondern in den kleinsten Wabenräumen der Füllsubstanz der Phäocalpien (Castanelliden, Circoporiden und Tuscaroriden) ihr Homologon haben.

Daraus ist weiter die Annahme abzuleiten, daß die Entstehung des Phäogromienskelettes einen ähnlichen Verlauf nimmt, wie diejenige der Phäocalpienschale, daß also auch bei den Phäogromien innerhalb einer Matrixschicht (primären Schalenhaut) die innere Füllsubstanz der Skelettteile zur Abscheidung gelangt, und zwar bald in Form einer einzigen Lage größerer, gallertiger Tröpfchen (Vakuolen), bald in Form eines plasmatisch- oder vielleicht auch schleimig-gallertigen Schaumes. Durch Einlagerung dieser Substanz wird die Matrixschicht in eine äußere und innere Grenzlamelle gespalten, worauf die Verkieselung sowohl der Grenzlamellen als der Füllsubstanz vor sich geht.

Im einzelnen ist noch folgendes zu bemerken:

Bei den Phäocalpien dürften, wie oben gezeigt wurde, die zarten Primitivnadeln, welche man nicht nur in den Balkenachsen der Castanelliden (Textfig. 187), sondern auch in einem bestimmten Horizonte der Circoporiden- und Tuscaroridenschale (Textfig. 188) findet, den eigentlichen Ausgangspunkt für die Schalenbildung darstellen. Bei den Phäogromien könnte die Schale natürlich sehr gut ohne vorhergehende Abscheidung von Primitivnadeln ihre Entstehung nehmen. Immerhin mag darauf hingewiesen werden, daß sich auch bei ihnen Spuren, bezw. Homologa der Primitivnadeln vorfinden. Als solche sind wohl zu betrachten die fadenförmigen Bildungen, die in der „Embryonalschale" von *Planktonetta* eingeschlossen sind (s. unten, Textfig. 193), und ebenso die „Längsleisten" in den Stacheln von *Planktonetta*, welche an die Achsenfäden der Phäosphärien und Phäocalpien erinnern (Syst. Teil, S. 289 f., Textfig. 33). Es wäre also denkbar, daß auch bei den Phäogromien wenigstens einige Strukturverhältnisse von Primitivnadeln ihren Ausgang nehmen, und dieser Gedanke wird besonders nahegelegt durch die morphologische Uebereinstimmung, welche speciell die gekammerten Medusettidenstacheln mit den abnormerweise ebenfalls gefächerten Tangentialbalken eines aberranten *Aulosphaera*-Skelettes (S. 599, Textfig. 175 bei *e*) zeigen. Bei letzteren könnte angenommen werden, daß die Kammerung in der Weise zu stande kommt, daß die axialen Primitivnadeln nicht simultan und in ihrer ganzen Länge von zusammenhängenden Gallertvakuolen umflossen werden (Textfig. 191 a), sondern daß sich längs der Primitivnadeln einzelne, getrennte Tropfen abscheiden, welche vor Beginn der Verkieselung nicht mehr die genügende Größe erreichen, um miteinander zusammenfließen zu können (Textfig. 191 b, c). In ähnlicher Weise könnte man sich nun denken, daß auch die gekammerten Stacheln der

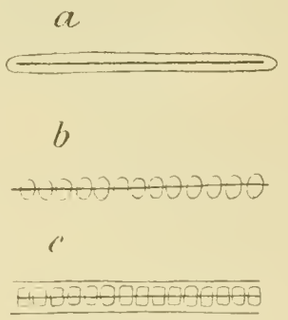


Fig. 191. Entstehung gekammerter Radialstacheln.

Planktonetten von isoliert abgeschiedenen Gallertvakuolen ihren Ausgang nehmen, welche perlschnurartig an der den Primitivnadeln homologen „Längsleiste“ aneinander gereiht sind (Textfig. 191 b).

In vielen Fällen wird unmittelbar nach der Abscheidung der zunächst gallertigen Füllsubstanz der Verkieselungsprozeß einsetzen: sind größere, isolierte Vakuolen gebildet worden, so werden die Vakuolenhäute, ist ein feintropfiger Schaum entstanden, so werden die schleimigen oder plasmatischen Zwischenwände der Verkieselung unterliegen, in ähnlicher Weise, wie dies DREYER in seiner Hypothese vermutet. In anderen Fällen ist aber anzunehmen, daß die Gallerttröpfchen, ehe es zur Verkieselung der Vakuolenhäute oder der Zwischenwände kommt, infolge von Wachstums- und Dehnungsprozessen nachträgliche Formveränderungen erfahren können. Wenn z. B. innerhalb der häutigen Anlage einer Challengeridenschale eine einfache Schicht rundlicher Tröpfchen zur Abscheidung gelangt ist und auf diese Weise eine Spaltung der Matrixschicht in zwei Grenzlamellen stattgefunden hat, so kann bei weiterem Auseinanderweichen der Grenzlamellen (d. h. also bei zunehmendem Dickenwachstum der Schalenanlage) eine passive Streckung der sich vergrößernden Vakuolen erfolgen, so daß die strichförmigen Porenkanäle der dickschaligen Formen zu stande kommen. Oberflächenspannungs- und Kohäsionsverhältnisse besonderer Art könnten dann bewirken, daß sich ein Durchbruch der Vakuolen durch die gedehnten und verdünnten Grenzlamellen vollzieht, so daß schließlich aus den geschlossenen Kämmerchen offene Porenkanäle entstehen (Syst. Teil, S. 247, Textfig. 28). In ähnlicher Weise kommen wohl auch die flaschen- und taschenförmigen Kammern der Atlanticellidenstacheln (Syst. Teil, S. 291, Textfig. 34) durch nachträgliche Streckung der in die Länge wachsenden Stachelanlagen zu stande.

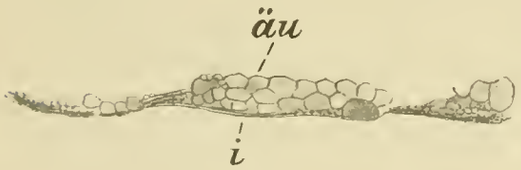


Fig. 192.

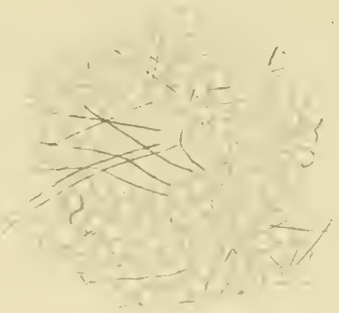


Fig. 193.

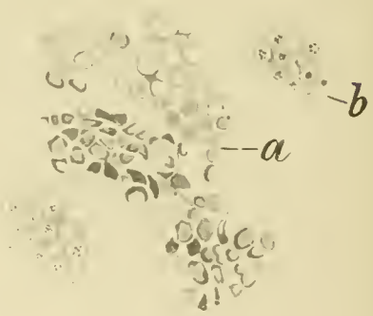


Fig. 194.

Fig. 192. Durchschnitt durch die Embryonalschale von *Planktonetta*. *i* innere, *äu* äußere Schicht.
Fig. 193. Oberflächenansicht der inneren Schicht der Embryonalhülle von *Planktonetta*.
Fig. 194. Oberflächenansicht der äußeren Schicht.

Ich hatte gehofft, daß bei genauerer Untersuchung der Embryonalhüllen oder, wie ich sie im Systematischen Teile nicht ganz zutreffend nannte, der „provisorischen Kieselhüllen“ von *Planktonetta* und *Challengeria* ein Licht auf die Entwicklung der definitiven Phäogromienskelette fallen, und daß es so möglich sein werde, für die oben vorgetragene Skelettbildungshypothese eine festere Basis zu erlangen. Aus diesem Grunde habe ich die genannten Bildungen einer abermaligen eingehenden Untersuchung unterzogen.

Was zunächst die Embryonalhülle der jugendlichen Centralkapsel von *Planktonetta* anbelangt, so ist die früher gegebene kurze Beschreibung (Syst. Teil, S. 302) in folgender Weise zu ergänzen (Textfig. 192—194): Die Hülle besteht aus zwei Lagen, aus einer inneren homogenen bis sehr feinwabigen Schicht, in welcher dünne, kreuz und quer liegende, an die Primitiv-

nadeln der Phäosphärien und Phäocalpien erinnernde Fäden eingelagert sind (Textfig. 192 *i*, 193) und aus einer äußeren grobschaumigen, welche nach außen zu eine unregelmäßige Grenzfläche besitzt (Textfig. 192 *äu*, 194). Die feinere Struktur der äußeren Lage war nicht an allen Stellen die nämliche. Bald enthielten die Wabenräume färbbare, offenbar frisch abgeschiedene Substanzballen, welche sich infolge der Konservierung zu unregelmäßigen Schollen oder Halbmonden zusammengezogen hatten (Textfig. 194 *a*), bald fanden sich in den Wabenräumen Ansammlungen von stark lichtbrechenden Körnchen, welche wohl als Kieselkonkremente angesehen werden dürfen und vielleicht die Bezeichnung „provisorische Kieselhülle" berechtigt erscheinen lassen (Textfig. 194 *b*). Doch konnte ich die wirkliche Natur dieser Körnchen nicht mit Sicherheit ermitteln.

Während so die Embryonalhülle der Centralkapseln von *Planktonetta* mit ihrem Fadenfilze und ihrer äußeren Schaumschicht immerhin eine weitere thatsächliche Unterlage für meine Skelettbildungshypothese zu gewähren scheint, bin ich bei der abermaligen Untersuchung der „provisorischen Kieselhülle" der jugendlichen Centralkapsel von *Challengeria Naresi* auf ganz unerwartete, rätselhafte Bildungen gestoßen. Im Schnittbild hatte diese Hülle, wie früher beschrieben wurde (Syst. Teil, S. 250, Taf. LII, Fig. 430), eine ziemlich regelmäßig quergebänderte Struktur gezeigt (vergl. Textfig. 195 *a*), und zwar hatte ich diese Querbänder oder Stäbchen, wegen ihrer tinktionellen Uebereinstimmung mit der häutigen Schalenanlage des gleichen Individuums, als eingelagerte Kieselplättchen gedeutet. Nun gelang es aber, diesen Bildungen in Oberflächenansicht beizukommen (Textfig. 195 *b*), und hier stellte sich die merkwürdige Thatsache heraus, daß diese einer dünnen Membran aufsitzenden Stäbchen oder Plättchen nichts anderes sind, als die Durchschnitte durch mäandrisch gewundene Leisten, welche eine große äußere Aehnlichkeit mit bandförmigen Chromosomen besitzen, nicht bloß hinsichtlich der Färbbarkeit — die peripherischen Schichten erscheinen dunkler gefärbt als die Achse —, sondern namentlich auch bezüglich des gewundenen Verlaufs und der ziemlich gleichmäßigen Abstände, welche die benachbarten Leisten einhalten. Eine entferntere Aehnlichkeit zeigen diese Leisten auch mit den radiären Stützlamellen des Astropylendeckels der Tripyleen. Wie gesagt, sitzen diese Leisten einer deutlichen inneren Grenzlamelle auf. Ob sie auch nach außen zu von einer solchen bedeckt sind, war nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

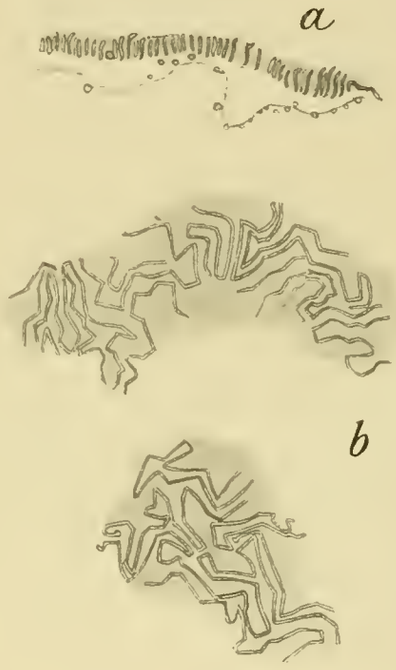


Fig. 195 a—b. Embryonalhülle von *Challengeria*. a Durchschnitt, b Oberflächenansicht.

Ueber die Natur und Entstehung dieser merkwürdigen, im Tierreich wohl einzig dastehenden Membranstruktur kann ich leider nichts aussagen. Jedenfalls handelt es sich aber um eine Bildung ganz anderer Art als bei der häutigen Stachelanlage desselben Tieres, mit welcher im Schnittbild eine große Aehnlichkeit besteht, und es mahnt also dieser Fund zur Vorsicht bezüglich der Homologisierung der verschiedenen, bei den Radiolarien vorkommenden Gerüststrukturen.

Aeussere Mittel der Formbildung.

Schon wiederholt wurden wir vor die Frage hingeführt, inwieweit eine direkte Beeinflussung der Form durch die äußeren (physikalischen und chemischen) Naturfaktoren angenommen werden kann. Insbesondere die bei den Radiolarien verbreitete Erscheinung der Konvergenzentwicklung, sowie das häufige Vorkommen von Mißbildungen in Misch- und Grenzgebieten legen den Gedanken an eine solche unmittelbare Abhängigkeit nahe. Auf diesen Punkt ist von früheren Autoren nur wenig eingegangen worden. HAECKEL hat allerdings in einem besonderen Kapitel (1887, 1887a, § 40) von den mechanischen Ursachen der geometrischen Grundformen gesprochen, und zwar hält er im speciellen statische Momente, insbesondere das indifferente oder stabile Gleichgewicht des im Wasser schwebenden Organismus, für die causae efficientes. In welcher Weise dies aber gemeint ist, geht nicht ganz deutlich aus den folgenden Abschnitten hervor, jedoch scheint es, als ob sich HAECKEL die Wirkung der statischen Momente nicht als eine direkt mechanische Leistung, wie die Wirkung eines Petschaftes auf erweichtes Siegellack, oder wie die künstliche Abplattung einer wachsenden Wurzel durch seitlichen Druck[1]), sondern als eine komplizierte Reizwirkung denkt.

In ausdrücklicher Weise bezeichnet DREYER (1892, S. 416) die Oberflächenspannung als die unmittelbare Ursache der Oberflächenveränderungen und Gestaltungsvorgänge im Sarkodekörper. In ihrem lokalen Auftreten werde die Oberflächenspannung durch die Gleichgewichtsverhältnisse reguliert, welche aus dem Konkurrenzkampf der Pseudopodien resultieren (s. oben S. 611), wozu bei Formen mit Achsendifferenzierung als regelnder Faktor noch die Schwerkraft komme. Bemerkenswert scheinen mir noch folgende Sätze DREYER's zu sein: „Wo sich während der Lebensgeschichte eines und desselben Individuums in geringerem oder größerem Umfang eine Achsendifferenzierung (und damit eine allmähliche Formveränderung)[1]) abspielt, da wird es vermutlich sogar nur von dem Zeitpunkt der Abscheidung des Gerüstes abhängen, welche Form bei dem betreffenden Individuum durch das Skelett fixiert wird. Es braucht dies durchaus nicht immer das Endstadium der Entwicklung zu sein, sondern es können sehr gut auch Durchgangsstadien durch die Gerüstbildung verewigt werden, und möglicherweise kann infolge individueller Schwankungen in dem Zeitpunkt der Gerüstabscheidung dieselbe Art ganz verschiedene Gerüstformen produzieren."

Zu ähnlichen Anschauungen wird man geführt, wenn man beispielsweise sieht, wie von einzelnen Aulosphäriden-, Sagosphäriden- und Castanellidenarten nebeneinander kugelige, eiförmige, birnförmige und andere Gestaltstypen auftreten. Man könnte dabei denken, daß entweder die äußere Form durch die direkte Wirkung der Gravitation auf den flüssigen, tropfenförmigen Sarkodekörper bestimmt wird, oder daß der Sarkodekörper während des Sinkens oder Steigens einem mechanischen Zug ausgesetzt und dadurch in die Länge gezogen wird, so wie z. B. Wasserpflanzen in schnellfließendem Wasser stärker in die Länge wachsen als in ruhigem (O. HERTWIG, 1906, S. 470). Auf jeden Fall würde aber anzunehmen sein, daß durch den Zeitpunkt des Verkieselungsprozesses entschieden wird, welches der verschiedenen Durchgangsstadien

1) J. REINKE, Phil. d. Bot., S. 117.
2) Von mir eingefügt.

fixiert wird. Wie weit freilich bei allen derartigen Formen die polaren Differenzierungen des Gesamtkörpers und speciell des Skelettes durch die erblich fixierte Polarität der Tripyleen-Centralkapsel vorbedingt sind, ist eine andere Frage.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, den direkten Beziehungen zwischen Form und Außenwelt auch auf experimentellem Wege beizukommen, nämlich durch die Untersuchung der koloniebildenden Polycyttarien mit ihren wechselnden Formverhältnissen. Aber noch von einem anderen Gebiete aus kann vielleicht einmal auf experimentellem Wege diesen Fragen näher getreten werden. Vor kurzem hat E. Reukauf (1905) eine Uebersicht der bei Weimar gefundenen Difflugienformen gegeben. Es ist nun sehr auffallend, wie sehr viele dieser Typen an monaxon- und bilateral-symmetrische Radiolariengehäuse, insbesondere an manche Tuscaroriden- und Challengeridenschalen erinnern, und da nach Angabe Reukauf's bestimmte Typen offenbar an bestimmte Oertlichkeiten gebunden sind, so dürfte der Versuch nicht aussichtslos erscheinen, bei den Difflugien die formbildende Wirkung der äußeren Faktoren festzustellen und von hier aus einige Gesichtspunkte für die entwicklungsmechanische Untersuchung des Radiolarienskelettes zu gewinnen.

Zusammenfassendes über die inneren Mittel der Formbildung.

Das Gesamtergebnis meiner Untersuchungen über die Formbildung am Radiolarienkörper kann ich dahin zusammenfassen, daß die Skelettentstehung der Radiolarien sich nicht als ein einfacher, durch örtliche Faktoren, nämlich durch die passive Masse der Alveolensubstanz, lokalisierter Abscheidungsprozeß darstellt, wie dies nach Dreyer's Hypothese anzunehmen wäre, sondern daß man es mit einem komplizierten Lebensvorgang zu thun hat, welcher sich aus einer Reihe von Sekretions-, Wachstums-, Sprossungs-, Erhärtungs- und Einschmelzungsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach, soviel wir zur Zeit sagen können, in erster Linie durch specifische Gestaltungstendenzen des aktiven Protoplasmas, speciell der plasmatischen Hüllen der „häutigen Stachelanlagen", bestimmt sind (vergl. 1905, S. 368; 1906b, S. 46).

Man wird bei diesem komplizierten Zusammenwirken einer ganzen Reihe von physikalischen und physiologischen Prozessen an die Verhältnisse bei den Kalkschwämmen erinnert, bei welchen nach Maas (1900a, 1900b) zwei Phasen der Skelettbildung zu unterscheiden sind, von welchen die eine auf einen organisch-cellulären, die zweite auf einen rein chemischen Vorgang zurückzuführen ist.

Im einzelnen kommen bei der Skelettbildung der Tripyleen folgende Mittel der Formbildung in Betracht:

1. **Sekretionsvorgänge.** Daß bei der Entstehung des Radiolarienskelettes Sekretionsvorgänge eine wesentliche Rolle spielen, ist eine feststehende Thatsache. Auch Haeckel und Dreyer haben Prozesse dieser Art zum Ausgangspunkt ihrer hypothetischen Anschauungen gemacht.

Soweit ich sehe, kommen bei der Skelettentwicklung der Tripyleen dreierlei Sekretionsvorgänge in Betracht: die Bildung der Primitivnadeln, die Abscheidung einer gallertigen Vakuolensubstanz und die Ablagerung der Kieselsubstanz, ein Prozeß, der sich seinerseits wieder in mehreren Etappen abspielen kann.

a) **Primitivnadeln** (? Primitivröhrchen). Primitivnadeln sind in den radiären Skelettelementen und innerhalb der Schalen der Phäosphärien und Phäocalpien allgemein verbreitet. Spuren von solchen finden sich auch bei den Phäogromien. Ihnen entsprechende Bildungen sind wahrscheinlich auch die feinen Kieselnadeln (? Kieselröhrchen), welche den Tangentialmantel und die Stachelscheiden der Aulacanthiden bilden. Entfernter stehende Homologa sind wohl die Achsenfäden (Achsennadeln) der Heliozoen, und vielleicht darf auch an die Centralfäden der Kalkschwämme gedacht werden.

Bei den Phäosphärien und bei der Phäocalpienfamilie der Castanelliden besteht eine große Wahrscheinlichkeit, daß von der Bildung der Primitivnadeln die Skelettentwicklung ihren Ausgang nimmt. Ich denke mir dabei die Beziehungen zwischen der Entstehung der Primitivnadeln und der Abscheidung der Vakuolengallerte nicht als einen notwendigen Kausalzusammenhang, in der Art, daß etwa der erstere Vorgang die unvermeidliche Vorbedingung für das Eintreten des zweiten wäre, vielmehr scheinen mir die Primitivnadeln da, wo sie in die Bildung des eigentlichen Skelettes hereingezogen werden, nur die Rolle von vorläufigen Stützen und formbestimmenden Leitbahnen zu haben. Einen Hinweis in dieser Richtung liefern vielleicht die Aulacanthidennadeln, welche in ihrem ganzen Aufbau und in ihrer Verzweigungsweise durchaus mit den Tangentialbalken bezw. Radialstacheln der Aulosphäriden übereinstimmen, nur daß sie keine Achsenfäden besitzen. Man wird wohl in erster Linie daran zu denken haben, daß sich hier — abgesehen von den *Aulokleptes*-Nadeln — die Entstehung und eventuelle Streckung der Gallertvakuole ohne Benützung eines besonderen Stützapparates vollzieht. Freilich ist aber auch die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß auch bei den Aulacanthiden Primitivnadeln zunächst zur Abscheidung kommen, später aber, etwa zu Beginn der eigentlichen Verkieselung, resorbiert werden.

b) **Collenchym.** Wohl bei der Bildung aller Skelettformen und Skelettelemente spielt die Abscheidung eines gallertigen Sekretes eine Rolle, welches stofflich wohl mit der Substanz der Gallertvakuolen (extra- und intrakapsulären Alveolen) und gewisser Zustände der Phäodellen übereinstimmt oder diesen nahesteht, im übrigen aber in verschiedenen Modifikationen auftritt. Die gallertige Natur dieser Abscheidungen steht zunächst für die fertigen Aulacanthidennadeln fest (Syst. Teil, S. 13, Anm. 1), sie konnte aber auch bei manchen anderen Formen, so z. B. bei einem jungen Astracanthidenskelett (Syst. Teil, S. 384), aus dem tinktionellen Verhalten des Röhreninhaltes erschlossen werden. Es scheint mir zweckmäßig zu sein, für diese Substanz eine besondere Bezeichnung zu gebrauchen, und zwar möchte ich den Ausdruck Collenchym in Vorschlag bringen. Allerdings wird dieser Ausdruck von den Botanikern in einem ganz anderen Sinne gebraucht, indem damit eine besondere Art von Stützgewebe bezeichnet wird. Indessen giebt es ja eine ganze Reihe von morphologischen Terminis, welche in den beiden Schwesterwissenschaften in verschiedenem Sinne und doch ohne störende Kollisionen gebraucht werden, so daß mir die Einführung des Wortes unbedenklich erscheint.

Die hauptsächlichen Modifikationen, in welchen das Collenchym der Radiolarien und speciell der Tripyleen auftritt, sind folgende:

Bei den Aulacanthiden, Astracanthiden und Aulosphäriden muß es, entsprechend der Gestalt der Skelettelemente, in Form von großen, längsgestreckten, durchaus homogenen, anfangs färbbaren, später wasserklaren „Vakuolen“ zur Abscheidung kommen. Ob diese allerdings gleich von Anfang an eine homogene Beschaffenheit besitzen, oder ob, worauf einige seltene Vorkommnisse, z. B. das Bild einer Nadel von *Aulospathis pinus* (Textfig. 196), hinweisen, die große Vakuole durch Zusammenfließen mehrerer kleinerer entsteht, kann ich natürlich nicht entscheiden, immerhin möge diese Form des Collenchyms zunächst als homogenes Collenchym gekennzeichnet werden.

Die palissadenähnlichen Kämmerchen in den Peristombildungen der Challengeriden (Taf. XLIX, Fig. 377) und ebenso die Kammern der Radialstacheln der Medusettiden (Taf. LVI, Fig. 452; Textfig. 140) nehmen, wie gezeigt wurde, wahrscheinlich ihren Ausgang von einzelnen, größeren, waben- oder perlschnurartig angeordneten Vakuolen (s. Textfig. 191 b, c). In diesem Fall möge von einem großtropfigen Collenchym gesprochen worden.

Als Ausgangspunkt für die groben Wabenstrukturen, wie sie sich z. B. in den Peristomkrägen der Planktonetten (Textfig. 140) finden, ist ein grobschaumiges Collenchym mit färbbaren (?schleimigen oder plasmatischen) Zwischenwänden und anfangs färbbaren, später wasserklaren Wabenräumen anzusehen. Ein solches wurde in der That in der in Bildung begriffenen „Embryonalhülle“ von *Planktonetta* vorgefunden (Textfig. 192, 194).

Mit beiden letztgenannten Typen ist durch Uebergänge das einschichtige Collenchym verbunden, welches der „Diatomeenstruktur“ der Challengeriden- und mancher Medusettiden- und Circoporidenschalen zu Grunde liegt (Textfig. 190) und aus einer einzigen Lage von „Vakuolen“ besteht, welche sich zwischen die auseinanderweichenden Lamellen der primitiven Schalenhaut einlagern.

Der feinporösen Füllsubstanz schließlich, welche die beiden Grenzlamellen der Tuscaroriden- und einiger Circoporiden- (Textfig. 188) und Castanellidenschalen (Textfig. 187) verbindet, muß ein feinschaumiges (alveoläres) Collenchym zu Grunde liegen.

Fig. 196. Gekammerter Radialstachel von *Aulospathis pinus*.

c) **Verkieselung.** Der Verkieselungsprozeß tritt uns besonders bei derbstacheligen Aulacanthiden, aber auch bei verschiedenen anderen Tripyleen deutlich in zwei Etappen, bezw. Formen entgegen (S. 600, Textfig. 177 c). Speciell bei ersteren geht die primäre Verkieselung von der Vakuolenhaut oder häutigen Schalenanlage aus, während die sekundäre im Innern der Füllsubstanz ihre Entstehung zu nehmen scheint.

Ueber den genaueren Verlauf beider Einzelprozesse kann ich nichts Bestimmtes aussagen. Vor allem vermochte ich nicht zu entscheiden, inwieweit die primäre Verkieselung auf einer direkten Umwandlung der Vakuolenhaut oder auf einem durch letztere vermittelten Sekretionsprozeß beruht, eine Alternative, vor welche man ja auch bei einer Reihe von anderen Membranbildungen gestellt ist. In einzelnen Fällen schien es, als ob die Vakuolenhaut der häutigen Anlage der Aulacanthidenstacheln eine Spaltung erfährt, in ähnlicher Weise, wie dies für die häutige Anlage der Tuscarorenschale anzunehmen ist, und als ob die Kieselsubstanz zwischen die beiden auseinanderweichenden Lamellen eingelagert werde. So fanden sich z. B. Stacheln von *Aulospathis*, bei welchen die äußerste Schicht der primären Kieselrinde, und solche, bei welchen

die innerste Lage eine noch unvollkommene Beschaffenheit zeigte (Taf. VI, Fig. 68, 69, bezw. Fig. 64), eine Verschiedenheit, die am besten durch die Annahme erklärt werden könnte, daß der Verkieselungsprozeß gleichzeitig von der äußeren und inneren Grenzlamelle seinen Ausgang nimmt.

Auch die Entstehung der sekundären Kieselsubstanz konnte nicht vollkommen aufgeklärt werden. Offenbar ist ihre Bildungsweise eine verschiedene je nach der ursprünglichen Beschaffenheit des Collenchyms: bei Formen mit „homogenem" Collenchym, z. B. bei den *Auloceros*-Nadeln, erscheint die sekundäre Kieselsubstanz wenigstens im Präparat zunächst als eine feinkörnige, (?feinporöse) Masse, welche den Eindruck eines in der Gallerte ausgefällten Niederschlages macht (Textfig. 177c *k*), während bei Formen mit grob- und feinschaumigem Collenchym einfach eine Verkieselung der Alveolenwände zu erfolgen scheint. In letzterem Falle dürfte die Entstehung der sekundären Kieselsubstanz (Füllsubstanz) im wesentlichen dem von DREYER angenommenen mechanischen Gerüstbildungsvorgang entsprechen.

2. **Delaminationsvorgänge.** Als ein weiteres Formbildungsmittel wurden in einer zunächst rein hypothetischen Weise Delaminationsvorgänge angenommen, durch welche eine primäre Schalenhaut unter Einlagerung von Collenchym in zwei auseinanderweichende Lamellen gespalten wird. Wie gesagt, liegen keine Bilder vor, welche direkt für das Vorkommen solcher Spaltungs- oder Delaminationsprozesse sprechen, indessen ist wenigstens für die Schalen der Phäocalpien und Phäogromien kaum ein anderer Entstehungsmodus auszudenken.

Schon an anderer Stelle wurde darauf hingewiesen, daß der hier angenommene Spaltungsvorgang physiologisch wohl vergleichbar ist mit der Abhebung der Dotterhaut beim Seeigelei. Namentlich ist an die artificielle Erzeugung zweier Dotterhäute zu erinnern. Die beiden Grenzlamellen mit dem eingelagerten Collenchym würden dann mit den beiden Dotterhäuten und der zwischen beiden befindlichen Gallerte verglichen werden können.

3. **Intracelluläre Sprossung.** Wie aus einer großen Reihe von Befunden mit hoher Wahrscheinlichkeit hervorgeht, kommen die Terminalbildungen der Radialstacheln der Aulosphäriden, Cölodendriden und wohl auch der übrigen Tripyleen durch Sprossung der häutigen Stachelanlage zu stande. Ich nehme an, daß diese Sprossungsvorgänge in der plasmatischen Vakuolenhaut ihren Sitz haben und also durch eine specifische Gestaltungskraft der Sarkode selber bedingt sind. Einzelne Vorkommnisse, so die keulenförmigen Stachelformen von *Aulographis stellata* (S. 600, Textfig. 176c), welche viel kürzer sind als die normalen, vollkommen ausgebildeten Stacheln (Textfig. 176a), scheinen dafür zu sprechen, daß diesen Sprossungsvorgängen ein Längenwachstum der ganzen Gallertvakuole vorangeht, in anderen Fällen, so bei den Aulosphäridenskeletten, dürfte die Länge der Tangentialbalken und insbesondere der Radialstacheln schon von vornherein durch die Primitivnadeln bestimmt sein. Hier werden wohl die Wachstums- und Sprossungsvorgänge auf die eigentlichen Terminalbildungen und auf die Seitendornen der Radialstacheln beschränkt sein.

Auch die Entstehung der Spathillen ist in letzter Linie auf einen Sprossungsvorgang zurückzuführen, worauf mehrere Bilder mit Bestimmtheit hinweisen (S. 603). Dasselbe ist wohl auch für die Ankerfädchen und ähnliche specialisierte „Appendicularorgane" anzunehmen.

Sprossungsvorgänge dieser Art sind als intracelluläre Sprossungen zu bezeichnen (1906b, S. 45; s. oben S. 602). Sie finden in der Entstehung pflanzlicher Haargebilde ein

näheres, in der Bildung hochspecialisierter Chitinhaare, wie z. B. der gefiederten Copepodenborsten, ein entfernteres Seitenstück.

4. **Einverleibungs- oder Amalgamierungsvorgänge**[1]. Ein weiteres formbildendes Mittel besteht in der Amalgamierung, d. h. in der vollständigen Einverleibung von älteren kieseligen Skelettteilen in neugebildete Kieselsubstanz. Hierher gehört die Erscheinung, daß bei den Sagosphäriden und Castanelliden die Primitivnadeln in der Regel vollkommen von der sekundären Füllmasse aufgenommen werden, so daß die Skelettbalken meistens durchaus homogen erscheinen. In ähnlicher Weise werden auch bei *Aulokleptes* die Diatomeengehäuse und besonders die als Fremdkörpergrundlage benutzten Aulacanthidennadeln der von außen nach innen an sie herantretenden kieseligen Füllsubstanz einverleibt. Allerdings kommt ihre Form noch in der Gestalt des definitiven Stachellumens zum Ausdruck (vergl. besonders Taf. IV, Fig. 44), und auch die „Teilungsnarben" der Diatomeenschalen bleiben vielfach noch erhalten, aber im ganzen verschmilzt die Kieselsubstanz der Fremdkörper so vollkommen mit der sekundären Füllsubstanz des Aulacanthidenstachels, daß von einem doppelten Kontur nichts mehr zu sehen ist.

5) Zu den hier aufgezählten Mitteln der Formbildung wären noch die rein hypothetischen **„richtenden Centren"** zu rechnen, durch welche nach unserer Annahme bei den Phäosphärien und Castanelliden das Muster des Schalengitters bestimmt wird. Bei der stereometrischen „Unähnlichkeit", welche zwischen der äußeren Körper- und Skelettform und der Gestalt der Centralkapsel speciell bei den Aulosphäriden und Sagosphäriden bestehen kann, ist es schwer auszudenken, daß die Lage der Knotenpunkte, insbesondere bei den regelmäßigen Dreiecks- und Viereckssteilungen, durch den Kern bestimmt (nach außen projiziert) wird, vielmehr wird man hier wohl an Anordnungs- und Verteilungsvorgänge denken müssen, die in den Außenschichten des Weichkörpers selber ihren Sitz haben und entweder durch einen Konkurrenzkampf der Pseudopodien (Dreyer) oder durch das Spiel und Gegenspiel multipler „Attraktionssphären" bedingt sind (S. 611).

Aus dem Bisherigen dürfte trotz des hypothetischen Charakters, welchen viele Ausführungen naturgemäß tragen, mit Sicherheit hervorgehen, daß in der That die Skelettbildung speciell der Tripyleen kein einheitlicher, ausschließlich als Biokrystallisation oder intracelluläre Sekretion aufzufassender Prozeß ist, sondern daß eine ganze, im Obigen jedenfalls noch nicht erschöpfte Reihe von formbildenden Faktoren zusammenwirkt.

Es fragt sich nun zunächst, ob wir bei der bisherigen Analyse bereits bis zu einfachen chemischen und physikalischen Prozessen vorgedrungen sind, oder ob es sich zum Teil um physiologische oder vitale Faktoren handelt, in dem Sinne, daß eine Auflösung der Einzelprozesse in chemische und physikalische Komponenten zur Zeit nicht möglich ist.

Es ist nun ohne weiteres ersichtlich, daß die meisten der hier aufgezählten Einzelprozesse einen physiologischen oder vitalen Charakter haben. Eine Ausnahme bilden bis zu einem gewissen Grade nur die Amalgamierungsprozesse. Dagegen sind die intracellulären Sprossungs- und die Delaminationsvorgänge als „organismisch" (Rhumbler) zu bezeichnen, und ebenso sind alle Sekretionsvorgänge, nämlich die Bildung der Primitiv-

1) Den früher (1906 *b*) gebrauchten Ausdruck „Umschmelzung" möchte ich, da er zweideutig ist, lieber vermeiden.

nadeln oder Primitivröhrchen, die Abscheidung des Collenchyms und die Ablagerung der Kieselsubstanz, bis jetzt noch nicht der chemischen Analyse zugänglich. Es sind also physiologische Prozesse, von denen wir nur sagen können, daß ihr besonderer Charakter in jedem Falle durch die specifische Beschaffenheit der Sarkode bedingt sein wird. Selbstverständlich ist dabei freilich, daß die secernierten, toten oder dem toten Zustand entgegengehenden Massen von dem Moment an, wo sie entstanden sind, in demselben Maße oder noch mehr den Gesetzen der Oberflächenspannung und der Kapillarität, sowie den für die einzelnen Aggregatzustände geltenden Bedingungen unterworfen sind, wie das Protoplasma selber. Mit diesen physikalischen Gesetzen ist aber „nur ein physikalischer Rahmen aufgezeigt, innerhalb dessen die specifische Formbildung sich abspielt" (DRIESCH, 1906). Am Ausgangspunkt des Sekretionsvorganges steht jedenfalls ein physiologischer Prozeß. Einige Beispiele sollen dieses Verhältnis illustrieren. Es wurde früher wahrscheinlich zu machen versucht, daß die Entstehung der gekammerten Radialstacheln der Medusettiden ihren Ausgang nimmt von tropfenförmigen Collenchymabscheidungen, welche an den zuvor gebildeten Primitivnadeln perlschnurartig aufgereiht sind (S. 619, Textfig. 191 b). Nehmen wir an, diese Vermutung entspreche wirklich den Thatsachen, so ist es klar, daß die Gestalt der Collenchymtropfen, und damit auch diejenige der Kämmerchen, durch die Oberflächenspannung, bezw. durch die gegenseitigen Druckwirkungen der benachbarten Collenchymtropfen bedingt ist. Also greifen hier rein physikalische Verhältnisse in den physiologischen Prozeß herein. In ähnlicher Weise ist die Porzellanstruktur der Circoporiden- und Tuscaroridenschale bei ihrer Entstehung den Gesetzen der Blasenmechanik unterworfen, da das feinwabige Collenchym, welches die Grundlage für den Aufbau der Porzellanstruktur bildet, eben von diesen Gesetzen beherrscht wird.

Während also die Sekretionsvorgänge, welche bei der Skelettbildung der Tripyleen eine Rolle spielen, physiologische, der chemischen Analyse bis jetzt wenigstens widerstehende Prozesse sind, deren typischer Charakter durch die Specifität der lebenden Sarkode bestimmt wird, so unterstehen die toten oder tot werdenden Abscheidungsprodukte den physikalischen Gesetzen, weshalb die Form des Skelettes durch letztere beeinflußt wird. Nun ist aber nicht bloß der Ausgangspunkt des ganzen Skelettbildungsvorganges ein unbekannter physiologischer, in oder an der lebenden Substanz sich abspielender Prozeß, sondern auch die Intensität und die Richtung, in welcher die physikalischen Gesetze an den toten Produkten wirksam sind, wird durch die specifische Beschaffenheit der lebenden Substanz andauernd reguliert. Gerade die Tripyleen lassen dieses Verhältnis besonders deutlich hervortreten. Man vergleiche z. B. die Skelette der Aulosphäriden und Castanelliden. Bei der ersten Gruppe besteht das Hauptskelett aus lauter einzelnen, hohlen, tangential gelegenen Röhren, welche mit ihren keilförmigen Enden in den Knotenpunkten meist zu sechsen gegeneinander gestemmt sind und so ein regelmäßiges trigonales Maschenwerk bilden (S. 468, Textfig. 111). Bei den Castanelliden dagegen liegt eine runde, von ungleich großen Poren fensterartig durchbrochene Gitterschale vor (S. 613, Textfig. 183). Nach dem früher Gesagten kommt nun das Aulosphäridenskelett wahrscheinlich in der Weise zu stande, daß in der äußersten Schicht des Weichkörpers zuerst ein regelmäßig geordnetes Netz von Primitivnadeln abgeschieden wird und daß sich um die einzelnen Primitivnadeln herum selbständig entstehende Gallertvakuolen bezw. häutige Stachelanlagen bilden (S. 610, Textfig. 182). In den Knotenpunkten findet kein

Zusammenfließen dieser Vakuolen statt, und so stellen sich, nach erfolgter Verkieselung der Vakuolenhaut, die einzelnen Elemente des Skelettes als selbständige Kieselröhren dar. Bei den Castanelliden ist die Entstehung der Gitterschale, wie wir sahen, eine ganz homologe: nur zeigt das Netzwerk von Primitivnadeln von vornherein keine trigonale, sondern eine unregelmäßige Anordnung und die Gallertvakuolen fließen gleich bei ihrer Entstehung in den Knotenpunkten zusammen. Wenn dann die Verkieselung stattfindet, so bildet sich eine kontinuierliche, alle Gerüstbalken umschließende und miteinander verbindende primäre Kieselrinde, und es kommt außerdem gewöhnlich noch eine sekundäre Verkieselung hinzu, so daß die Balken der Gitterschale als ganz massiv erscheinen. Der Unterschied zwischen den beiden Skeletttypen, der im fertigen Zustand ganz erheblich erscheint, kann somit im wesentlichen zurückgeführt werden 1) auf eine ungleiche Verteilung der die Primitivnadeln orientierenden „richtenden Centren", 2) auf eine verschiedene Oberflächenspannung der Vakuolenhäute, welche im einen Fall ein Zusammenfließen, im anderen ein Selbständigbleiben der Gallertvakuolen bedingt, 3) auf eine verschieden weitgehende Verkieselung. Ueber die Anfangsursachen des zuerst genannten Unterschiedes läßt sich zur Zeit wegen des hypothetischen Charakters der „richtenden Centren" nichts sagen, dagegen handelt es sich bei Punkt 2 um eine graduelle Verschiedenheit eines physikalischen Prozesses, welche ihrerseits entweder in der verschiedenen Masse des abgeschiedenen Collenchyms oder in einer stofflichen Differenz der Vakuolenhaut, in letzter Linie aber jedenfalls in der specifischen Verschiedenheit der lebenden Substanz der Aulosphäriden und Castanelliden begründet sein muß. Bei Punkt 3 spielen ebenfalls wieder graduelle Verschiedenheiten (Intensitätsunterschiede) eines physikalischen Prozesses, nämlich der Ausfällung und Erhärtung der Kieselsubstanz, herein, und auch diese sind in letzter Linie bestimmt durch stoffliche Verschiedenheiten der lebenden Substanz.

Alles in allem werden also die aufeinander folgenden, sich hintereinander auslösenden (epigenetischen) Einzelprozesse auf den einzelnen Etappen immer wieder durch die stoffliche Natur der lebenden Substanz bestimmt, kontrolliert und reguliert. Es läßt sich also bei diesen hochspecialisierten, einzelligen Organismen in besonders schöner Weise eine innige Verbindung und Durchdringung präformativen und epigenetischen Geschehens nachweisen, eine Vereinigung, wie sie neuerdings mehr und mehr auch für die Entwicklung des Metazoenkeimes angenommen wird.

Als eine besondere Eigentümlichkeit, die uns bei der Skelettentwicklung der Tripyleen entgegentritt, ist noch die relative Selbständigkeit der angewandten Mittel der Formbildung hervorzuheben. Sehr deutlich tritt dieses Verhältnis schon bei den meisten Hemmungsbildungen hervor. So kann z. B. bei den Aulacanthidenstacheln die primäre Verkieselung zur Durchführung kommen, ohne daß vorher die Sprossung der häutigen Anlage zur Vollendung gelangt war. Auf der relativen Selbständigkeit der formbildenden Mittel beruht auch zum Teil die Erscheinung, daß innerhalb eines und desselben Formenkreises die demselben zur Verfügung stehenden Charaktere in den verschiedensten Kombinationen, gewissermaßen kaleidoskopisch, miteinander gemischt sein können. Vorkommnisse dieser Art sind namentlich bei den Aulacanthiden, bei den Castanelliden (Syst. Teil, S. 153) und bei den Tuscaroren (1906 b, S. 87; Syst. Teil, S. 213, Fig. 22) zu beobachten. Speciell bei letzteren

kann sowohl der helm- oder schnabelförmige, wie auch der korb- und kelchförmige Peristomtypus mit der circoralen, aboralen und apicalen Stellung der Radialstacheln und ebenso mit den verschiedenen Schalenformen (Birn-, Pyramiden- und Spindelform) kombiniert sein.

Natürlich ist diese Selbständigkeit der Merkmale und damit der formbildenden Mittel keine absolute. Wiederholt wurde schon hervorgehoben, daß bei Abnormitäten und Monstrositäten die Störung des Gleichgewichtszustandes sich gleichzeitig nach sehr verschiedenen Richtungen hin äußern kann, wie dies bereits früher (598) an einigen Beispielen, namentlich an dem wiederholt erwähnten, vielseitig monströsen *Aulosphaera*-Skelett (Textfig. 175), auseinandergesetzt worden ist. Diese Koincidenz der Unregelmäßigkeiten ist aber ein Beweis dafür, daß die verschiedenen Einzelprozesse der Formbildung nur innerhalb gewisser Grenzen unabhängig von einander sind.

In den vorstehenden Ausführungen ist viel Hypothetisches enthalten, und es mag vielleicht der Eindruck entstehen, als sei hier eine stark mit Deduktionen arbeitende Hypothese, nämlich die DREYER'sche Gerüstbildungslehre, einfach durch eine andere, gleichwertige, auf gleichem schwankenden Boden stehende ersetzt worden. Indessen wird doch als wesentlicher Unterschied anzuerkennen sein, daß aus dem „Valdivia"-Material thatsächlich eine Reihe von entwicklungsgeschichtlichen Daten und außerdem eine große Zahl von ontogenetisch verwendbaren teratologischen Beobachtungen zur Verfügung standen, und ferner, daß kein einziger dieser Befunde meiner physiologischen Skelettbildungshypothese Schwierigkeiten bereitet. Letztere umfaßt also mindestens das ganze Gebiet der Tripyleen, zu welchen die kompliziertesten und am höchsten specialisierten Formen gehören, während der DREYER'schen Hypothese, wie früher ausführlich erörtert worden ist, gerade in dieser Gruppe sehr enge Giltigkeitsgrenzen gesetzt sind. Inwieweit allerdings meine Hypothese auch für andere Formengruppen der Radiolarien zu Recht besteht, läßt sich zur Zeit nicht sagen. Immerhin scheinen mir einige vereinzelte Gelegenheitsfunde darauf hinzuweisen, daß z. B. auch bei den Spumellarien die Skelettbildungsvorgänge keinen wesentlich verschiedenen Verlauf nehmen.

Im übrigen möchte ich selbstverständlich meine entwicklungsgeschichtliche Darstellung nur als einen ersten Schritt auf einem andern, bisher unversuchten und vielleicht aussichtsreichen Wege betrachtet wissen. Vieles, oder eigentlich das Meiste, ist auf diesem Gebiete noch zu thun: wir wissen z. B. noch nicht, durch welche Faktoren die Zahl der Radialstacheln und ihrer Aeste bedingt ist, wir wissen noch nichts Genaueres über die Chemie aller Vorgänge und noch weniger über die Beteiligung der Kernsubstanz. Aber abgesehen von dem Ergebnisse, daß die Skelettbildung der Tripyleen jedenfalls einen komplizierten Vorgang darstellt, tritt jetzt schon in ziemlich klaren Umrissen und schärfer vielleicht als bei den höheren Organismen, eines der Ziele hervor, welches sich die neuere Entwicklungsmechanik (Entwicklungsphysiologie) gesteckt hat, nämlich die Zurückführung der äußerlich sichtbaren morphologischen Merkmale und Komponenten des Artbildes auf eine Anzahl physiologischer Elementarvorgänge, die sich als besondere Modifikationen der Wachstums-, Assimilations-, Sprossungs- und Abscheidungsprozesse darstellen, und welche ihrerseits wieder in specifischen Qualitäten oder Elementareigenschaften der lebenden Substanz ihre Wurzel haben (vergl. 1906b, S. 50).

Wenn auch aus den mehrfach angeführten Gründen der zur Ermittlung der Skelettbildungsvorgänge eingeschlagene Weg ein anderer sein mußte als derjenige der streng methodisch vorgehenden Entwicklungsmechanik, so decken sich doch insofern die Ziele, als das Ganze der Formbildung nach Roux und Driesch die Produktion sichtbarer Mannigfaltigkeit von einem relativ einfachen Ausgang her bedeutet und demnach als nächstliegende Aufgabe der Entwicklungsmechanik die Auflösung der organischen Form in eine große Reihe formativer Einzeleffekte zu bezeichnen ist.

Nach zwei Richtungen hin ist sogar der Untersucher der Radiolarien und der Einzelligen überhaupt zweifellos im Vorteil gegenüber dem Metazoenforscher: erstens ist die Kette von Ursachen und Wirkungen, welche zwischen der undifferenzierten Anlagensubstanz und der fertigen Form liegt, unverhältnismäßig kürzer, und man kann sich, auch wenn im einzelnen die thatsächlichen Beobachtungen noch nicht ausreichend sind, wenigstens eine annähernde Vorstellung von der Gliederung und Ausdehnung dieser Kette machen; und zweitens liegt die Möglichkeit vor, nicht bloß die Entfaltung der generellen, sondern auch diejenige der specifischen Charaktere von vornherein im Auge zu behalten (1908, S. 360). Und so gebe ich mich der Hoffnung hin, daß die Lehre von der Skelettbildung der Radiolarien, zum Teil vielleicht schon in dem jetzigen unvollkommenen Stadium, jedenfalls aber in einem späteren fertigeren Zustande auch der allgemeinen Entwicklungsphysiologie der Organismen Anregungen und brauchbare Ergebnisse liefern wird.

IV. Abschnitt.

Vererbung und Variation.

Im „Challenger"-Report hebt Haeckel hervor, daß die Morphologie der Radiolarien eine Fülle von wertvollem Material für die Physiologie der Vererbung darbiete. So werden nach Haeckel durch die Konstanz, mit welcher sich z. B. die besonderen Strukturverhältnisse der Centralkapsel erhalten, die Gesetze der konservativen Vererbung illustriert, während die einzelnen Skelettteile in ihrer Fortbildung und Rückbildung zahlreiche Beispiele für die progressive Vererbungsweise liefern. Da Haeckel unter progressiver Vererbung die Uebertragung und Accumulierung erworbener Eigenschaften versteht, so würden also nach ihm die Radiolarien ein besonderes günstiges Objekt für das Studium der Variation und Artbildung darstellen, eine Anschauung, welcher Haeckel wiederholt auch an anderen Orten einen prägnanten Ausdruck verliehen hat (vergl. S. 479).

Es muß zugegeben werden, daß die Radiolarien in hohem Maße, vielleicht in stärkerem, als die meisten anderen Tiergruppen, die Erscheinung der konservativen Vererbung hervortreten

lassen, insofern ja gerade unter ihnen zahlreiche altertümliche Formenkreise (Familien, Gattungen, Großarten) und viele echte Dauertypen nachzuweisen sind. Auch manche Formen der Variation lassen sich an den Radiolarienskeletten in besonders deutlicher Weise demonstrieren, dagegen kann nicht zugegeben werden, daß unser Objekt gerade für die Lehre von der progressiven Vererbung, also für die LAMARCK'sche Artbildungshypothese, entscheidende Beispiele darbietet. Denn wie heute wohl allgemein anerkannt wird, hängt dies nicht von der größeren oder geringeren Leichtigkeit ab, mit welcher die Formen einer Organismengruppe zu hypothetischen Entwickelungsreihen zusammengeschlossen werden können, sondern ausschließlich davon, ob eine solche Gruppe dem Experimente zugänglich ist.

Dauertypen.

Schon im Systematischen Teil (S. 433) wurde gezeigt, daß fast alle, von der „Valdivia" mittelst tiefgehender Schließnetzzüge erbeuteten Spumellarien und Nassellarien, soweit sie mit einer vollständigen Centralkapsel ausgestattet und demnach als normale, lebenskräftige Tiefenbewohner anzusehen waren, ein verhältnismäßig hohes paläontologisches Alter besaßen. Wenn auch nicht alle diese Formen mit tertiären, kretaceischen und jurassischen Arten vollkommen identisch sind, so ließ sich doch nachweisen, daß die Familien und Gattungen, zu welchen sie gehören, bereits im Tertiär und Mesozoikum durch nahestehende Arten vertreten sind, so daß, wenn auch nicht immer von eigentlichen Dauertypen (d. h. von persistierenden Arten), so doch von altertümlichen Formenkreisen gesprochen werden kann.

Abgesehen von mehreren Lamprocycladiden (Taf. LXXXV, Fig. 593, 596, 598) und zwei anderen, in der Antarktis erbeuteten Cyrtellarien (*Saccospyris antarctica*, Taf. LXXXIV, Fig. 589, und *Peromelissa denticulata*, Taf. LXXXIV, Fig. 582), handelt es sich hauptsächlich um Sphärellarien aus den zu den Familien der Astrosphäriden, Cubosphäriden und Phacodisciden gehörenden Gattungen *Acanthosphaera* (Taf. LXXXIII, Fig. 574), *Hexacontium* (Taf. LXXXIII, Fig. 576) und *Heliodiscus* (Taf. LXXXIII, Fig. 578), sowie aus der Familie der Stylosphäriden sens. lat. (kugelige oder ellipsoidische Sphärellarien mit zwei Polstacheln, Taf. LXXXIV, Fig. 587 u. a.). Außer den Acanthosphären [1]) fanden sich verhältnismäßig häufig noch einige andere Astrosphäriden vor, welche teils wegen mangelhaften Erhaltungszustandes, teils weil die inneren Skelettteile (Markschalen, Radialbalken) durch den Weichkörper verdeckt waren, nicht genauer bestimmt werden konnten, so einige *Haliomma*-ähnliche [2]) Formen, sowie mehrere, durch die Differenzierung von Haupt- und Nebenstacheln gekennzeichnete, ein- bis mehrschalige Formen, welche zu den Gattungen *Heliosphaera*, *Heliosoma* und *Echinomma* [3]) gehören dürften. Da gerade die hier aufgezählten Formen auch in älteren Formationen eine große Rolle spielen, so gebe ich hier, um den Vergleich zu erleichtern, zur Ergänzung der kurzen Beschreibung im Systematischen Teil (S. 437) ein paar offenbar lebend gefundene Formen aus größeren Tiefen

1) Astrosphäriden (d. h. sphärische Formen mit zahlreichen Radialstacheln) mit einer Gitterschale und mit gleichartigen, unverzweigten Radialstacheln.

2) Astrosphäriden mit zwei Gittterschalen und gleichartigen Radialstacheln.

3) Astrosphäriden mit bezw. einer, zwei und drei Gitterschalen und mit Haupt- und Nebenstacheln.

des Atlantik und Indik wieder, soweit die Weichkörperteile (Phäodellen und Centralkapsel) die Skelettstrukturen erkennen ließen (Textfig. 197 u. 198).

Die Aehnlichkeit dieser Tiefenfauna speciell mit der tertiären Radiolarienfauna ist außerordentlich groß und in die Augen fallend, wie namentlich ein Blick auf die Tafeln der Stöhrschen Arbeit zeigt (vergl. Syst. Teil, S. 434). Ja, ich glaube, daß die thatsächliche Uebereinstimmung beider Faunen sogar noch größer ist, als sich aus dem einfachen Vergleich der beiderseitigen Namenlisten erschließen läßt. Denn ich möchte es auf Grund meiner bei den Castanelliden gemachten Erfahrungen für überaus wahrscheinlich halten, daß zahlreiche der von den Paläontologen aufgezählten „Liosphäriden" (Sphärellarien ohne Radialstacheln) in Wirklichkeit nichts anderes sind, als Astrosphäriden ohne Hauptstacheln, deren Nebenstacheln entweder durch mechanische Einwirkungen abrasiert oder aber aufgelöst sind. Es würde danach die Möglichkeit vorliegen, daß

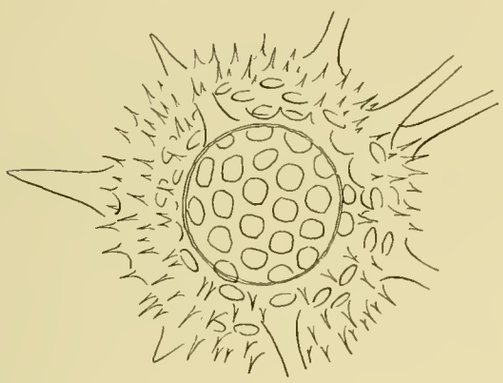


Fig. 197.

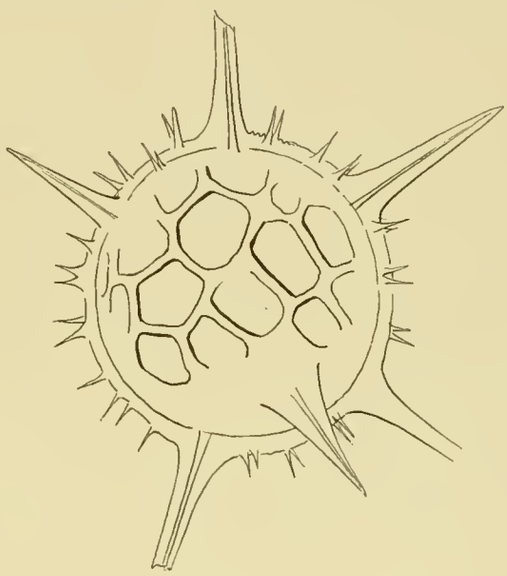


Fig. 198.

Fig. 197—198. Astrosphäriden aus tiefgehenden Schließnetzzügen der T.-St. 66 und 237. Skelettstruktur wegen des Weichkörpers nur zum Teil erkennbar.

viele der aus älteren Ablagerungen beschriebenen Cenosphären, Carposphären, Rhodosphären, Cromyosphären (Liosphäriden mit 1, 2, 3, 4 Gitterschalen) und manche andere in Wirklichkeit nichts anderes sind als Astrosphäriden, bei welchen die Neben- und vielleicht sogar die Hauptstacheln (vergl. Syst. Teil, S. 437, Textfig. 74) in der oben angegebenen Weise in Verlust gegangen sind. In diesem Falle würde aber, da aus der Tiefenfauna bisher nur Astrosphäriden, aber keine Liosphäriden bekannt sind, die Aehnlichkeit zwischen ihr und der fossilen Radiolarienwelt eine noch weit größere sein.

Im Systematischen Teile habe ich nur die mir zunächst zur Verfügung stehende paläontologische Litteratur berücksichtigt. Für den Nachweis, daß die tiefenlebende Sphärellarien- und Cyrtellarienfauna im ganzen einen altertümlichen Charakter besitzt, genügte schon die Heranziehung der tertiären, kretaceischen und jurassischen Formen. Indessen lockte es mich doch, den

Vergleich zwischen der Tiefenfauna und den fossilen Radiolarienfunden auf eine breitere Grundlage zu stellen, und ich habe mich daher bemüht, auch die Arbeiten über ältere, insbesondere über paläozoische Vorkommnisse möglichst vollzählig in die Hand zu bekommen. Es stellte sich nun heraus, daß die Tiefenfauna in noch viel höherem Maße, als ich anfänglich angenommen hatte, einen altertümlichen Charakter besitzt und daß einige zu ihr gehörige Gattungen ausgesprochene Dauertypen (im weiteren Sinne des Wortes)[1] sind, insofern sie vom Paläozoikum an bis in die Jetztzeit ihren Habitus beibehalten haben.

In wahrscheinlich präcambrischen Schichten von Neu-Süd-Wales haben DAVID und HOWCHIN (1897, Taf. XXXIX) einige Radiolarienfunde gemacht, welche, soviel mir bekannt ist, abgesehen von einigen angefochtenen Beobachtungen CAYEUX's, die ältesten bisher beschriebenen Vorkommnisse darstellen. Es handelt sich vor allem um sphärische, mindestens zweischalige Formen mit sehr dicken Radialbalken, welche wegen des Mangels an Radialstacheln vermutungsweise zu *Carposphaera* (s. oben) gestellt wurden, aber aus den angeführten Gründen sehr wohl zu den tiefenbewohnenden Astro- und Cubosphäriden Beziehungen haben könnten.

In untersilurischen (ordovicianischen) Schichten von Südschottland fand HINDE (1899, Taf. III, IV) eine Anzahl recht gut erhaltener Sphärellarien. Es treten unter anderem Liosphäriden, Staurosphäriden[2] und Astrosphäriden (Acanthosphären, Haliommen) auf, deren Identität freilich, wegen der Schwierigkeit, auf Dünnschliffen Schalenform und Stachelzahl festzustellen, nicht immer sicher ist. So könnte vielleicht das *Haliomma vetustum* (Taf. III, Fig. 11) als eine *Heliodiscus*-Art gedeutet werden, und einige andere Formen (Taf. IV, Fig. 5, 10, 11) stehen möglicherweise mit *Hexacontium*-ähnlichen Cubosphäriden oder mit den oben (Textfig. 197, 198) abgebildeten, tiefenbewohnenden Astrosphäriden im Zusammenhang. Jedenfalls wird man HINDE zugeben müssen, daß seine silurischen Formen „do not differ in any striking respect from the existing forms".

Ein ganz ähnliches Bild gewähren nach RÜST (1892) die untersilurischen Schichten von Cabrières (Languedoc). Unter anderem werden erwähnt eine *Cenosphaera* (Taf. VI, Fig. 1), eine *Liosphaera* (Taf. VII, Fig. 6), die sich mit ihrer sekundären, äußeren Rindenschale an mehrere Formen der heutigen Tiefenfauna anschließt (Syst. Teil, S. 431), eine *Acanthosphaera* (Taf. XIII, Fig. 2), ein *Heliodiscus*.

Ueber die von ROTHPLETZ (1892) beschriebene obersilurische Sphärellarie aus Langenstriegis (Sachsen) vergl. den Syst. Teil (S. 443).

In unter- oder mitteldevonischen (? siluro-devonischen) Schichten von Neu-Süd-Wales ist DAVID (1897, Taf. XXXVIII) auf eine Radiolarienfauna gestoßen, welche vorzugsweise aus sehr derbwandigen, mehrschaligen, mit derben Radialbalken und einer verschiedenen Zahl von Radialstacheln versehenen Sphärellarien besteht und mit der Tiefenausbeute der „Valdivia" eine überraschende Aehnlichkeit zeigt.

Ebenso kehren in devonischen Ablagerungen von Neu-Süd-Wales nach HINDE (1899, Taf. VIII u. IX), sowie im mitteleuropäischen und uralischen Devon und Carbon nach RÜST (1892) neben verschiedenen offenbar ausgestorbenen Formen zahlreiche derbwandige Lio- und

1) Als Dauertypen im engeren Sinne würden persistierende Arten, als Dauertypen im weiteren Sinne persistierende Gattungen zu bezeichnen sein.

2) Sphärische Sphärellarien mit 4 kreuzweise gestellten Radialstacheln.

Astrosphäriden mit zum Teil mächtigen Radialbalken bezw. Radialstacheln (Cenosphären, Carposphären, Acanthosphären, Heliosphären, Heliosomen u. a.), sehr derbstachelige Cubo- und Stylosphäriden, sowie *Heliodiscus*-ähnliche Formen wieder. Auch verschiedene Cyrtellarien, darunter auch die im tiefgehenden Schließnetz erbeuteten Lithocampiden, treten in diesen Formationen stärker hervor.

Auch in älteren mesozoischen (triassischen) Schichten kommen die aufgezählten Dauertypen wieder zum Vorschein, wie die Beobachtungen lehren, welche Hinde (vergl. Jennings, 1899, S. 395, Anm. 1) in prä- oder untertriassischen Radiolarien-Hornsteinen von der Cotschna bei Klosters (Graubünden) und Rüst (1892) im Muschelkalk von Ungarn und vom Salzkammergut gemacht haben. Stellenweise treten auch hier noch kuglige Sphärellarien (Liosphäriden, bezw. einfacher gebaute Astrosphäriden) in den Vordergrund, wie ich mich selbst an einigen Stücken Radiolarien-Hornstein überzeugen konnte, die ich in diesem Jahr an der Cotschna gesammelt habe[1]), doch sind, wie auch Rüst (l. c. S. 119) hervorhebt, in allen diesen mesozoischen Gesteinen die Radiolarien viel weniger gut erhalten, als in den paläozoischen, so daß an eine genauere Bestimmung nicht gedacht werden kann.

So kann also mit noch mehr Recht, als dies schon im Systematischen Teil geschah, der Satz aufgestellt werden, daß die heutzutage in großen Tiefen lebende Fauna von Mikroradiolarien, insbesondere Sphärellarien, mit der, soweit sie uns erhalten ist, wahrscheinlich ebenfalls tiefenlebenden Radiolarienwelt des Tertiärs, des Mesozoikums und Paläozoikums eine große Uebereinstimmung zeigt, und daß insbesondere die Gattungen *Acanthosphaera, Haliomma, Hexacontium, Heliodiscus,* sowie mehrere Stylosphäriden den Charakter von ausgesprochenen Dauertypen aufweisen.

Wie aber bereits im Systematischen Teil (S. 435) erwähnt wurde, wäre es voreilig, wenn man annehmen wollte, daß nur die Tiefenbewohner diese Zähigkeit zeigen. Vielmehr muß man mit der Möglichkeit, bei vielen Gruppen sogar mit der Wahrscheinlichkeit rechnen, daß auch die zartschaligen Oberflächenbewohner aus den Abteilungen der Spumellarien und Nassellarien ein sehr hohes Alter besitzen, daß sie uns aber wegen der geringeren Resistenz der Skelette aus älteren Ablagerungen nicht überliefert worden sind. Aehnliches dürfte für die Tripyleen gelten. Sichere Reste sind allerdings aus fossilführenden Ablagerungen nicht bekannt (vergl. auch Rep., § 157), doch treten uns in den Darstellungen der Paläontologen wiederholt Formen entgegen, bei welchen an eine Zugehörigkeit zu den Tripyleen gedacht werden könnte. So wäre es immerhin nicht ausgeschlossen, daß einige von Hinde (1890, S. 56, Fig. i—l) abgebildete Fragmente zu Aulosphäriden- oder Sagosphäriden-ähnlichen Formen gehören, und ebenso mag bei einigen derbschaligen, von Rüst abgebildeten *Cenosphaera-, Acrosphaera-* und *Sphaeropyle*-Arten (1892, Taf. VI, Fig. 6; Taf. VII, Fig. 3, 5) an die Möglichkeit gedacht werden, daß man es mit Castanelliden zu thun hat. Jedenfalls läßt sich aber der Gegensatz, welcher bei dieser Gruppe zwischen der außerordentlichen Konstanz im Aufbau der hochdifferenzierten Centralkapsel einerseits und der großen Mannigfaltigkeit der Skelettbildungen andererseits wahrzunehmen ist, am besten verstehen, wenn man dem Hauptcharakter der Tripyleen, der Kapselstruktur (Syst. Teil, S. 2), ein sehr hohes Alter zuspricht.

1) Es handelt sich um rote, von weißen Quarz- oder Kalkspatadern durchzogene Hornsteine. Sie gehen an der Cotschna in rote Thonschiefer über (vergl. auch Jennings, 1899, S. 394).

Daß sich freilich trotz der außerordentlichen Konstanz, welche die Organisation der Radiolarien in vielen Fällen zeigt, im Laufe der geologischen Perioden der Bestand der Radiolarienwelt mehrfach verändert hat, und daß sich umfangreiche Artbildungsprozesse vollzogen haben, darauf weist nicht nur die Thatsache hin, daß verschiedene für das Paläozoikum charakteristische Formen später verschwinden (so nach RÜST, 1892, S. 119, manche sehr große und mit starken Kugelschalen ausgestattete Formen, ebenso die Triposphären HINDE's u. a.), sondern daß für einige Gruppen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ein verhältnismäßig spätes Auftreten nachgewiesen werden kann. So fehlen z. B. in den devonischen Ablagerungen von Neu-Süd-Wales die Cyrtellarien (HINDE, 1899, S. 45), während sie in den mesozoischen und tertiären Schichten sehr zahlreich sind und auch schon in den mitteleuropäischen und uralischen Devongesteinen eine gewisse Rolle spielen (RÜST, 1892), und ebenso scheinen die reicher verzweigten Astrosphäriden (Rhizoplegmen, Spongopilen) erst im Carbon zur Entfaltung gekommen zu sein (RÜST, 1892, Taf. XV, Fig. 1, 2).

Allgemeines über Variabilität.

Der großen Konstanz, mit welcher sich manche Radiolarientypen durch lange geologische Perioden hindurch forterhalten haben, steht in anderen Gruppen eine außerordentliche Variabilität der einzelnen Charaktere gegenüber. Namentlich bei den vielgestaltigen und kompliziert gebauten Skeletten der größeren Tripyleen giebt es wohl kaum ein äußeres, systematisch verwertbares Merkmal, welches nicht, bald in dieser, bald in jener Gruppe in hohem Maße variabel wäre, und auch bei den anderen Radiolariengruppen, welche ich untersucht habe, kehrt diese Erscheinung wieder, wenn ihr auch, entsprechend dem einfacheren Skelettbau, engere Grenzen gezogen sind.

Natürlich ist die Erscheinung der Variabilität, welche bei den Radiolarien wohl deutlicher als bei anderen Protozoengruppen [1]) hervortritt, den früheren Beobachtern nicht entgangen. Vor allem hat HAECKEL (Rep., § 156 u. a. a. O.) auf die große Veränderlichkeit vieler Formen und auf das Vorkommen zahlreicher „malae species“ oder „DARWIN'scher Arten“ hingewiesen und darin einen wichtigen Beweis für die allmähliche Transmutation der Arten im Sinne DARWIN's gesehen.

Wer heute, 20 Jahre nach dem Erscheinen des Reports, bei der Bearbeitung einer formenreichen Gruppe an das Kapitel der Variation herantritt, der sieht sich vor ein wesentlich komplizierteres Problem gestellt. Denn kein anderes Gebiet der Biologie befindet sich zur Zeit mehr im Stadium der Gärung und Umwälzung als die Variations- und Artbildungslehre. Insbesondere unter dem Einfluß der Arbeiten von H. DE VRIES sind die Begriffe in den letzten Jahren in mannigfacher Weise geschieden und verschoben worden, und vor allem fehlt dem Oberbegriff, dem der Variabilität selber, eine allgemeiner anerkannte Fassung [2]). Wenn nun auch die Botaniker und Pflanzenzüchter, dank ihrem günstigeren Objekt, bereits beginnen, festeren Boden unter sich zu fühlen, befindet sich die Zoologie noch in den Anfangsstadien der Bewegung.

1) Angaben über Variabilität bei polythalamen Thalamophoren finden sich bei RHUMBLER (1901 u. a. a. O.), über die der monothalamen bei REUKAUF (1905).

2) So sagt auch H. DE VRIES (1901, S. 32); „Nichts ist variabler als die Bedeutung des Wortes Variabilität.“

Praktisch äußert sich dies darin, daß bei der Behandlung des Gegenstandes die Beobachtungen nicht von vornherein von bewährten Gesichtspunkten aus gruppiert werden können, sondern daß mehr, als dies vielleicht in anderen Kapiteln der Fall ist, die sachliche Aufzählung und Besprechung der Einzelbefunde von ihrer theoretischen Beurteilung getrennt werden muß.

Wir werden daher zunächst mit der Frage zu beginnen haben: welche Charaktere der Radiolarien sind variabel im allgemeinsten Sinne des Wortes, d. h. in der Weise, daß sie innerhalb der kleinsten, noch scharf abgrenzbaren Individuen- und Formengruppen, also der Linné'schen Arten oder Großarten[1]), merkliche Abänderungen morphologischer oder physiologischer Natur zeigen?

Bei dieser Definition dürfte der Begriff „Variabilität", wie ich vorausschicken möchte, alle zur Zeit in Diskussion befindlichen Formen von Variationen und Mutationen umfassen, nämlich die Somationen [d. h. die nichterblichen Ernährungs- und Standortsmodifikationen[2]], die echten Monstrositäten (d. h. die pathologischen Abweichungen, soweit sie nicht als Entwicklungshemmungen einfacherer Art zu betrachten und unter die retrogressiven Mutationen zu zählen sind), die fluktuierenden Variationen, die retrogressiven und degressiven Mutationen, welche vielleicht als Partialmutationen[3]) zusammengefaßt werden können, die Halb- und Mittelrassen de Vries' und die Totalmutationen vom *Oenothera*-Typus (progressive Mutationen de Vries').

Eine zweite Frage, welche ebenfalls zum Teil noch auf dem Wege der Beobachtung behandelt werden kann, lautet: auf welchen Abweichungen vom normalen Verlauf der Ontogenese beruhen die einzelnen zur Beobachtung gelangten Formen der Variabilität, und durch welche (innere und äußere) Faktoren sind jene Abweichungen bedingt?

Daran reiht sich die dritte Frage: welcher der oben aufgezählten Kategorien sind die beobachteten Variationen einzureihen?, sowie die freilich auf unserem Gebiete nur mit großer Vorsicht zu beantwortende Schlußfrage: welche Variationen sind bei den Radiolarien als artbildend zu betrachten?

Die beobachteten Variationen.

Unter den Variationen im oben erwähnten, allgemeinsten Sinne des Wortes haben einige, nämlich die sämtlichen pathologischen Vorkommnisse (sowohl echte Monstrositäten wie Entwicklungshemmungen), bereits früher eine Besprechung gefunden. Alle anderen Variationen sens. latiss. sollen in folgender Zusammenfassung vorläufig miteinander vereinigt werden, wobei jedoch gleich von vornherein (nicht um einen neuen Vorschlag zu machen, sondern ausschließlich für den augenblicklichen Zweck dieser Arbeit) diejenigen Variationen, welche unter natürlichen Bedingungen auch innerhalb engster Verwandtschaftskreise (bei Geschwistern, bei aufeinander folgenden Generationen) nebeneinander auftreten können, als Variationen ersten Grades (primäre Variationen) bezeichnet werden. In einigen Fällen läßt sich auch bei den Radio-

1) Vergl. H. de Vries, 1901, S. 117; Fruhwirth, 1905, S. 10; sowie auch Döderlein, 1902, S. 401.
2) Vergl. Plate, 1908, S. 52.
3) Vergl. 1908, S. 362. Plate (1908) hat für diese Gruppe die Bezeichnung Sprungblastovariationen vorgeschlagen.

larien, trotz mangelnder Experimentaluntersuchung, wirklich nachweisen, daß bestimmte Variationen einen primären Charakter haben, dann nämlich, wenn für die Träger dieser Varianten eine genetische Zusammengehörigkeit festgestellt werden kann (Einzeltiere einer Kolonie), oder wenn es sich um sogenannte partielle Variationen handelt, also um Unterschiede zwischen homonomen, vielfach nacheinander zur Entwicklung gelangenden Organen eines Individuums (Radialstacheln der Aulacanthiden, die beiden Halbschalen der Conchariden). In anderen Fällen bildet das gleichzeitige Vorkommen mehrerer Variationen an einer und derselben Oertlichkeit wenigstens einen Hinweis auf ihren primären Charakter. Variationen zweiten Grades (sekundäre Variationen) werde ich solche nennen, welche mit der typischen Form sicher ebenfalls in genetischem Zusammenhang stehen, die aber in der Gegenwart vorzugsweise bei räumlich getrennten Individuen (geographisch lokalisierten Formen) wahrzunehmen sind.

Nach rein äußerlichen Gesichtspunkten können die bei den Radiolarien vorkommenden Variationen in folgender Weise gruppiert werden:

1) Größen-Variationen. Größenunterschiede in Form von primären oder auch von sekundären Variationen finden sich in allen Tripyleengruppen und wurden auch bei Sphärellarien vielfach beobachtet. Sie treten namentlich bei allen denjenigen Formen deutlich hervor, welche eine geschlossene, eines weiteren Wachstums nicht mehr fähige Schale besitzen, während bei den Phäodiniden und vielleicht auch bei den Aulacanthiden die vorgefundenen Größendifferenzen zum Teil auf Altersunterschieden beruhen (Syst. Teil, S. 9, 49). Vor allem zeigen die meisten Challengeriden Größenunterschiede ausgesprochen individueller Natur (vergl. S. 564, Tabelle).

Bei Formen mit isolierten Skelettstücken können letztere ebenfalls eine beträchtliche partielle Variabilität aufweisen. Erwähnt seien vor allem die Conchariden (z. B. *Conchidium rhynchonella,* Taf. LX, Fig. 464), deren Halbschalen vielfach von ungleicher Größe sind, sowie *Thalassoxanthium mixtum* (Syst. Teil, S. 395, Textfig. 51), bei welchem die Einzelstrahlen der Spicula zwischen wenigen Hunderstelmillimetern und 0,5—0,6 mm schwanken.

Ob die Größenvariationen dem QUÉTELET'schen Gesetze folgen und sich also durch GALTON-Kurven darstellen lassen, und ob z. B. für Formen, welche in eine Zwerg- und Riesenrasse zerfallen (*Aulacantha scolymantha* u. a.) eine ausgesprochen zweizipfelige Kurve Giltigkeit hat, habe ich nicht ermittelt.

2) Formvariationen. Abweichungen in der Gestalt der Schale wurden bei allen von mir untersuchten Radiolariengruppen gefunden und tragen, da vielfach am gleichen Fundorte alle möglichen Uebergänge zur Beobachtung kamen, mindestens in sehr vielen Fällen den Charakter von primären Variationen. Vielfach kann auf Grund von Schwankungen sicherlich primärer Natur eine stereometrische „Grundform" in die andere übergeführt werden: so finden sich bei manchen Aulosphäriden und Castanelliden Uebergänge von der normalen Kugelgestalt zur monaxonen Ei- oder breiten Birnenform (Taf. XXXIV, Fig. 260; Taf. XXXVII, Fig. 283). Solche Fälle mahnen zur Vorsicht bezüglich der systematischen Verwertung der Gesamtform, und bei einer Revision des Systems speciell der Sphärellarien wird sicher diesen Verhältnissen Rechnung getragen werden müssen (vergl. Syst. Teil, S. 440).

Bemerkenswerte Formvariationen, sei es primärer, sei es sekundärer Art, weisen namentlich folgende Tripyleen auf:

Aulosphaera bisternaria (kuglige, ellipsoidische oder ovale, birn- oder ballonförmige, seltener annähernd spindelförmige Varianten), *Sagenoarium Chuni* (breit-ovale, birnen-, spindel- und herzförmige Typen, vergl. Taf. XLVII, Fig. 362, 364, 366), *Tuscarantha Braueri* (vierseitig-pyramidale, dreiseitig-pyramidale und dreieckig-schildförmige Gehäuse, Taf. XXVII, Fig. 209, 210), *Tuscarantha Luciae* (bedeutende Abweichungen in der Linienführung der ballonförmigen Schale, Taf. XXVI, Fig. 205, 206; Taf. XXVII, Fig. 207), *Challengeria Naresi* (kreisförmige und ovale

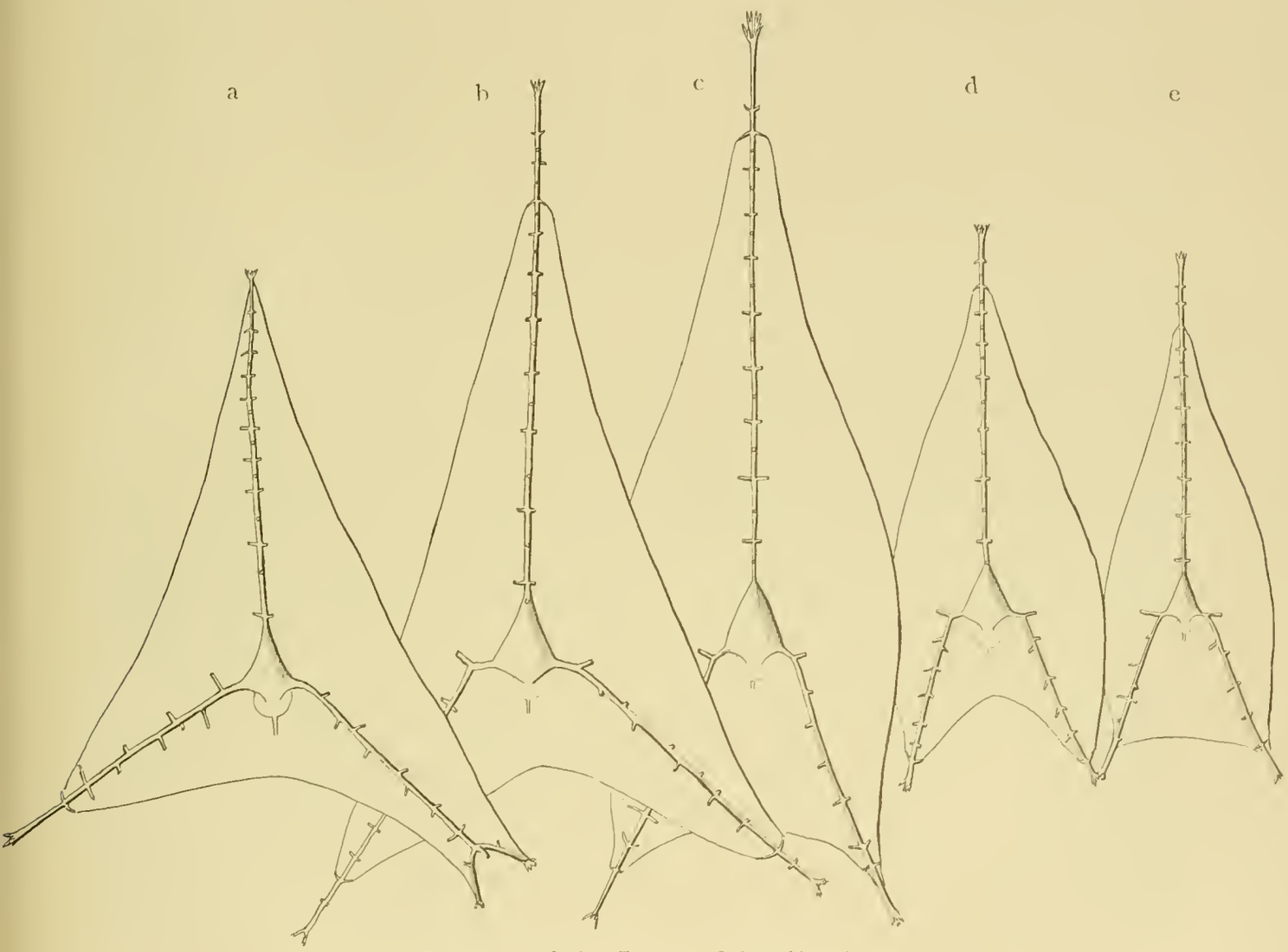


Fig. 199. Verschiedene Typen von *Coelographis regina*.

Schalenumrisse, Taf. XLVIII, Fig. 370; Taf. XLIX, Fig. 377), *Protocystis Macleari* (Schalenumriß annähernd kreisförmig oder leicht spiralig eingerollt, der Dreiecksform sich nähernd, Taf. L, Fig. 410), sowie endlich *Coelographis regina* mit ihren mannigfachen Schalentypen (Textfig. 199).

Primäre Formvariationen partieller Art finden sich bei den Aulacanthiden. Abgesehen von der variablen Zahl der Aeste, auf welche unten besonders eingegangen werden soll, zeigen die Radialstacheln desselben Individuums häufig mannigfache Formverschiedenheiten, welche aller-

dings zum Teil den Charakter von Entwicklungshemmungen verschiedenen Grades haben (Kuppennadeln von *Aulospathis,* S. 601, Textfig. 178, u. a.), zum Teil aber wirkliche Partialvariationen darstellen. Zu letzteren gehören nach meiner Ansicht insbesondere die verschiedenartigen Stacheltypen von *Auloklepte*s (Taf. VI; Taf. XLII—XLIII).

Vielleicht wäre es möglich, auf irgend eine Weise die Formschwankungen, insbesondere die oben erwähnten Variationen der Gesamtgestalt, graphisch darzustellen und auf diese Weise in ihre Natur weiter einzudringen.

3) Variationen der Masse und der feineren Struktur der Skelettsubstanz. Die Masse der abgeschiedenen Skelettsubstanz und damit die Derbheit der Skeletteile ist großen Schwankungen, welche sicher zum Teil primärer Art sind, unterworfen. So zeigt bei einzelnen *Castanidium*-Arten und ebenso bei *Oroscena regalis* die Dicke der Skelettbalken eine sehr beträchtliche Variabilität (Syst. Teil, S. 410, Textfig. 65—68), und das gleiche gilt für die Wandung der Hohlstacheln der Aulacanthiden.

In den Fällen, in welchen man am Skelette eine äußere Lage („primäre Kieselrinde" bei komplizierter gebauten Aulacanthidenstacheln, „Grenzlamellen" bei gehäuseähnlichen Skeletten) und eine Füllsubstanz zu unterscheiden hat, ist nicht nur die Dicke der ersteren, sondern auch die Spongiosastruktur der letzteren primär und sekundär veränderlich. Beispielsweise kann im Formenkreis der *Tuscarilla nationalis-scutellum* die Spongiosa bald grobschaumiger, bald feinschaumiger sein, wie der Vergleich einer von BORGERT (1905, Taf. IX, Fig. 4) gegebenen, auf die atlantische *T. nationalis* bezüglichen Abbildung mit dem von einer südindischen Form *(T. scutellum)* stammenden Schalendurchschnitt (Taf. XXIV, Fig. 184) zeigt; ebenso variiert bei *Challengeria Naresi* die Form der Porenkämmerchen (Syst. Teil, S. 247, Textfig. 28), bei *Protocystis Thomsoni* die Struktur des „Palissadenkörpers" (S. 256, Textfig. 30); bei den beiden einander sehr nahestehenden, im „Valdivia"-Material gefundenen *Atlanticella*-Arten zeigen die taschenförmigen Kämmerchen der Radialstacheln sehr verschiedene Struktur- und Anordnungsverhältnisse (S. 291, Textfig. 34), und ähnliche Unterschiede primärer und sekundärer Art ließen sich noch für die Füllsubstanz zahlreicher anderer Formen nachweisen.

Es sei im Zusammenhang damit noch auf die Aulacanthidenstacheln hingewiesen, in deren distalen Partien die gallertige Füllung vielfach durch „sekundäre Kieselsubstanz" ersetzt sein kann. Zuweilen mag es sich auch hier um Variationen sekundärer oder sogar primärer Art handeln, z. B. wenn wir sehen, daß bei *Aulophyton tetronyx* IMMERMANN die Terminaläste hohl, bei der im übrigen ganz gleichgestalteten *Aulographis uncinata* dagegen massiv, d. h. mit sekundärer Kieselsubstanz ausgefüllt sind (vergl. Syst. Teil, S. 32, sowie IMMERMANN, 1904, Taf. VI, Fig. 10, und Taf. V, Fig. 8). Variationen primärer Art sind es jedenfalls, wenn bei verschiedenen Formen von *Auloceros* der Achsenkanal der Terminaläste bald deutlich erhalten, bald vollkommen verschwunden ist (Taf. III).

4) Variationen der Weite und des Abstandes der Poren. Zum Teil in Abhängigkeit von den Größenvariationen, so bei den Aulosphäriden, zum Teil unabhängig davon, wie z. B. bei vielen Castanelliden, gehen beträchtliche Schwankungen in der Weite, im gegenseitigen Abstand und damit auch in der Zahl der Poren der Gitterschale. Namentlich bei verschiedenen *Castanidium*-Arten treten große Differenzen in der Porenweite auf, und zwar sind nicht nur die Poren an einem und demselben Individuum von sehr variabler Größe (Taf. XXXVII,

Fig. 282, 283), sondern es können auch nebeneinander erbeutete, offenbar zu einer Art gehörige Individuen beträchtliche Unterschiede aufweisen. Ferner können die Poren bald näher zusammengedrängt sein, bald entfernter voneinander stehen, so daß das Verhältnis von Porenweite und Balkendicke ebenfalls ein sehr wechselndes ist.

Daß bei diesen Verhältnissen Unterschiede primärer Art eine große Rolle spielen dürften, wird durch einige Conchariden bewiesen, bei welchen die beiden Halbschalen bei gleicher oder ungleicher Größe und Gestalt in vielen Fällen eine sehr verschiedenartige Beschaffenheit der Poren zeigen. Besonders deutlich tritt eine solche bei dem allerdings teilweise monströsen Exemplar von *Conchopsis pilidium* hervor, welches in Fig. 486 (Taf. LXII) abgebildet ist, aber auch bei zahlreichen normalen Individuen mehrerer *Conchopsis*- und *Conchidium*-Arten sind ähnliche Gegensätze zu bemerken. Bei dem in Fig. 463 (Taf. LX) wiedergegebenen *Conchidium terebratula thecidium* erstreckt sich der Unterschied der beiden Halbschalen auch auf die ganze Anordnung der Poren, sowie auf die zwischen den Porenreihen sich erhebenden Cristen, welche bei der einen Schale vorhanden sind, bei der anderen dagegen fehlen.

Sehr variabel ist auch die Zahl der Basalporen, welche sich im Umkreis der Stachelwurzeln der Circoporiden und Tuscaroriden finden und, wie wir sahen, den Poren der Castanelliden homolog sind (vergl. z. B. Taf. XX, Fig. 176, 177), und ebenso sind die Porengänge der Tuscaroriden, welche, wie im ontogenetischen Teile gezeigt wurde, höchst wahrscheinlich Bildungen anderer Art darstellen, offenbar nach Zahl und Anordnung größeren Schwankungen unterworfen (vergl. im Syst. Teil, S. 189, die Bemerkungen zu *Tuscarilla nationalis*).

5) Variationen der Bedornung. Bei denjenigen Formen, bei welchen die Radialstacheln oder die Balken der Gitterschale eine unregelmäßige Bedornung aufweisen, kann letztere in sehr verschiedenem Grade ausgebildet sein. So finden sich z. B. bei den Tuscaroriden in dieser Hinsicht beträchtliche, offenbar individuelle Unterschiede. Unter anderem sei auf *Tuscaridium cygneum* hingewiesen (Taf. XXVI, Fig. 204), welches von Haeckel hauptsächlich unter Berücksichtigung der wechselnden Bedornung des Peristoms und der Radialstacheln unter zwei Artbezeichnungen beschrieben worden ist.

Auch bei *Oroscena regalis* gehen mit Variationen der Maschenweite und Balkendicke beträchtliche Unterschiede in der Bedornung Hand in Hand, und zwar derart, daß im allgemeinen die Individuen mit großen Maschen und dünnen Gitterbalken eine reichlichere, diejenigen mit engen Lücken und derben Balken eine schwächere Bedornung aufweisen (Syst. Teil, S. 410, Textfig. 65—67, sowie S. 427). Möglicherweise handelt es sich hier nicht um eigentlich individuelle Verschiedenheiten, sondern um solche ontogenetischer Art.

6) Variationen der Zahl der radiären Skelettelemente. Die Zahl der Radialstacheln ist bedeutenden und zwar sicher vielfach primären Schwankungen unterworfen, doch kommen bei den Aulacanthiden auch Unterschiede ontogenetischer Art in Betracht. Nur bei der Mehrzahl der Circoporiden ist die Zahl der Stacheln aus statischen Gründen, im Zusammenhang mit der regelmäßig polyëdrischen Ausgestaltung der Schale, streng fixiert worden und hat die Bedeutung eines Artmerkmals gewonnen.

Bei den meisten Formen mit ausgesprochener Gitterschale (Aulosphäriden, Sagosphäriden, Castanelliden, Sphärellarien) erhebt sich in jedem Knotenpunkt je ein Radialstachel. Die Zahl der Radialstacheln ist demnach von der weiteren oder engeren Beschaffenheit des Gitterwerkes

abhängig. Doch kommen auch Abweichungen nach der einen und nach der anderen Richtung vor: so tragen z. B. unter den Aulosphäriden die Auloscenen nur auf denjenigen Knotenpunkten Radialstacheln, welche die Spitzen der pyramidenförmigen Schalenerhebungen bilden (S. 485, Textfig. 109), andererseits giebt es Castanelliden, bei welchen eine Art Wucherung der radialen Skelettelemente in der Weise stattgefunden hat, daß sich auf jedem Knotenpunkte der Schale 2 oder 3 Nebendornen erheben (Taf. XXXIV, Fig. 257). Bezüglich des Auftretens vollkommen stachelloser Varianten sei auf das früher Gesagte (S. 596) verwiesen.

Ist eine Differenzierung der radiären Skelettelemente in Hauptstacheln und Nebendornen eingetreten, wie bei den Castanelliden unter den Tripyleen und bei den Astrosphäriden unter den Sphärellarien, so kann das zahlenmäßige Verhältnis zwischen beiden Typen ein wechselndes sein (vergl. verschiedene Formen von *Castanidium,* Taf. XXXVI, Fig. 273, 274 u. a.).

Auch gewisse, besondere Modifikationen der Radialstacheln, so die Pylomstacheln mehrerer *Castanidium*- und die Pylomzähne der *Castanella*-Arten (Taf. XXXVII, Fig. 283; Taf. XXXIV, Fig. 260—265), die Randstacheln vieler Challengeriden und diejenigen von *Heliodiscus* (Taf. LXXX, Fig. 578—580), sind hinsichtlich ihrer Zahl variabel.

Ein besonderes theoretisches Interesse dürften diejenigen Zahlenschwankungen besitzen, welche sich bei den mit einer geringen Zahl hochdifferenzierter Radialstacheln ausgestatteten Formen vorfinden. Diese Varianten, die ich in meiner ersten Mitteilung (1904) in vorläufiger Weise als Stachelmutanten bezeichnet habe, sind, abgesehen von einigen Circoporiden und Challengeriden, hauptsächlich bei den Tuscaroriden zu beobachten. Sie erstrecken sich hier sowohl auf die oralen, wie auf die aboralen Radialstacheln, und zwar kann die Zahl der ersteren und letzteren, wie namentlich *Tuscarilla campanella* (Taf. XXV, Fig. 193—195) zeigt, unabhängig variieren.

Bei jeder Species bilden die vorkommenden Varianten eine einfache, aus 2, 3 oder 4 aufeinander folgenden Zahlen bestehende Reihe, und zwar sind die mittleren Zahlen stets am häufigsten vertreten, während die Extreme seltenere Abweichungen bilden. Die Varianten folgen also dem QUÉTELET'schen Gesetz, und ihr Häufigkeitsverhältnis läßt sich durch ein Variationspolygon oder eine GALTON-Kurve darstellen. So erhält man z. B. ein typisches (annähernd symmetrisches) Häufigkeitspolygon (Textfig. 200), wenn man die Anzahl der 2-, 3-, 4- und 5-stacheligen Individuen von *Tuscaretta tubulosa* (S. 582, Textfig. 165) als Ordinaten, die Stachelzahl als Abscissen aufträgt. Leider stehen mir keine vollständig genauen Zahlenangaben für das ganze von der „Valdivia" befischte Gebiet zur Verfügung, da eine größere Anzahl namentlich indischer *tubulosa*-Exemplare bereits in Schnitte zerlegt war, ehe ich mich mit dem Variationsprobleme genauer beschäftigte. Das Häufigkeitspolygon (Textfig. 200) bezieht sich daher nur auf die im tropischen Atlantik und im Benguelastrom erbeuteten Exemplare, und auch für diese war es nicht möglich, eine absolute Genauigkeit zu erzielen, da für die Stationen 73 und 74 nur das ungefähre Zahlenverhältnis der 3- und 4-stacheligen Exemplare feststeht [1]). Trotz dieser Mängel dürfte aber das Polygon ein im allgemeinen zutreffendes Bild von dem Häufigkeitsverhältnis der verschiedenen Varianten geben.

1) Ich habe bei der Herstellung des Polygons für St. 73 10 3-stachelige und 6 4-stachelige, für St. 74 je 9 3- und 4-stachelige Individuen berechnet (vergl. Syst. Teil, S. 235, Tabelle).

Ein ähnliches Bild erhält man, wenn man für *Tuscarantha Braueri* die GALTON-Kurve aufstellt (Textfig. 201). Von dieser Tuscaroride besitze ich genaue Notizen bezüglich der Individuenzahl, welche die einzelnen Varianten in der „Valdivia"-Ausbeute zeigten: es waren 9 Individuen mit 2 Aboralstacheln, ein intermediäres Individuum (mit dreikantigem Gehäuse, aber mit nur 2 Aboralstacheln), 24 3-stachelige Individuen und ein 4-stacheliges. Trägt man in diesem Falle ähnlich, wie dies DE VRIES (1903, S. 217, Fig. 29) in seiner Besprechung der tricotylen Keimpflanzen getan hat, auch die Zahl der intermediären Vorkommnisse als eine besondere Ordinate ein, so erhält man eine zweigipflige Kurve, in welcher das Hauptmaximum durch die 3-strahlige, ein Nebenmaximum durch die 2-strahlige Variante gebildet wird.

Die Stachelvarianten der Tuscaroriden haben in einigen Fällen sicher den Wert von primären Abänderungen. Dies wird bewiesen durch die wiederholt herangezogene (unvollständige) Kolonie von *Tuscaretta globosa Chuni,* in welcher 4 5-strahlige Individuen mit einem 6-strahligen durch eine gemeinsame Gitterschale verbunden waren. Da diese Individuen von einem und demselben Mutterindividuum abstammen müssen, so ist in diesem Fall die Variabilität als eine individuelle festgestellt.

Fig. 200.

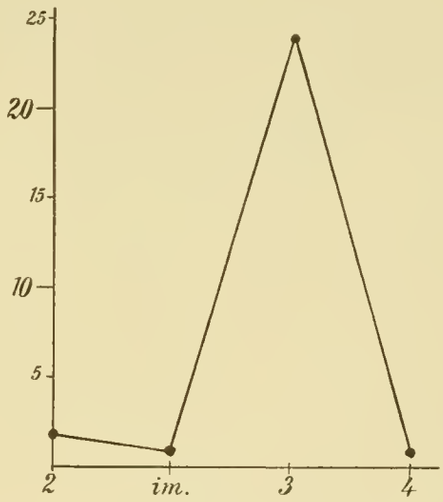


Fig. 201.

Fig. 200. Häufigkeitspolygon für *Tuscaretta tubulosa* (Atlantik und Benguelastrom). Die Abscissen geben die Zahl der Aboralstacheln, die Ordinaten die Individuenzahl an.

Fig. 201. Häufigkeitspolygon für *Tuscaretta Braueri.* im = Intermediärform.

Daneben läßt sich aber zeigen, daß beim Uebergang aus den wärmeren Meeren in die kälteren Gebiete die Zahl der Radialstacheln zunimmt, so daß eine allmähliche Verschiebung des Kurven-Maximums stattfindet, wenn man die Variationsverhältnisse der nämlichen Art an verschiedenen Fundorten graphisch darstellt. So würde man z. B. von *Tuscaretta tubulosa* zwei Kurven mit dem Maximum bei *3,* bezw. bei *4* erhalten, wenn man einerseits die tropisch-atlantischen, andererseits die Individuen des Benguelastromes ins Auge fassen würde, und ebenso

würden die zwei Varianten von *T. globosa* (die südatlantische und die antarktische) zwei nebeneinanderliegende und ineinander geschobene Kurven mit den Maximis in *4* und *5* liefern.

7) Weitere Variationen der Radialstacheln. Die radiären Skelettelemente (Hauptstacheln, Nebendornen) zeigen außer in der Zahl auch in verschiedenen anderen Verhältnissen erhebliche, jedenfalls großenteils primäre Schwankungen. So kann z. B. ihre Anordnung variieren, indem speciell bei Castanelliden *(Castanidium sol)* an der Pylomseite der Schale eine dichtere Häufung zu stande kommt. Ferner findet man Abweichungen in der Wachstumsrichtung der Stacheln, indem z. B. bei *Tuscarantha Luciae* (Taf. XXVI, Fig. 205), *Euphysetta elegans* (Taf. LIII, Fig. 435) u. a. die Apicalstacheln entweder in der Richtung der Hauptachse liegen oder einen Winkel mit dieser bilden. Sehr beträchtliche Schwankungen zeigt auch die Länge der Stacheln, z. B. bei manchen Castanelliden *(Castanidium longispinum)*, sowie bei den Häckelianen, Planktonetten und Cölodendriden, und ebenso kann ihr Verlauf größere oder geringere Abweichungen von der Geraden zeigen. So treten schlangenartige Krümmungen bei *Castanidium Moseleyi* (Taf. XXXIX, Fig. 294) und ebenso bei *Oroscena regalis* offenbar als primäre Variationen auf, während spiralige (schraubenförmige) Drehungen, den „Zwangsdrehungen" bei Pflanzenstengeln vergleichbar (vergl. DE VRIES, 1903, S. 230), beim Apicalhorn von *Lamprocyclas maritalis* beobachtet wurden.

Endlich sei hervorgehoben, daß auch die blasigen Auftreibungen der Stachelspitze und ebenso die pyramidenähnlichen Basalsockel der Radialstacheln in sehr verschiedenem Grade ausgebildet sein können, so erstere bei *Aulospathis variabilis bifurca* (Taf. VII, Fig. 72—75), letztere bei den Varianten von *Castanidium Moseleyi* (vergl. Taf. XXXIX, Fig. 293, 294).

8) Variationen der Verzweigung der Radialstacheln. Die theoretisch wichtigsten Variationen sind, abgesehen von den Zahlenschwankungen der Radialstacheln, die Abweichungen in ihrer Verzweigungsweise. Denn erstens lassen sich diese Veränderungen, wenigstens in vielen Fällen, zahlenmäßig zum Ausdruck bringen, und ferner finden sich starke Anklänge an bekannte Erscheinungen auf botanischem Gebiete, so daß auch bei der theoretischen Erörterung an einzelne Grundanschauungen und Ergebnisse der Botaniker angeknüpft werden kann.

Die Zahl der möglichen und thatsächlich vorkommenden Variationen ist infolge der mannigfaltigen und häufig sehr komplizierten Verhältnisse, welche die Verzweigung der Radialstacheln zeigt, eine sehr große. Es sollen daher, um die Uebersicht zu erleichtern, die Variationen der einzelnen Verzweigungstypen gesondert besprochen werden.

In einem früheren Kapitel wurden zunächst drei Hauptverzweigungstypen unterschieden: der dichotome Typus, der Doldentypus und der monopodiale oder Aehrentypus. Neben diesen kommen aber einige andere Verzweigungsformen vor, welche zum größten Teil auch von den Botanikern als besondere Typen unterschieden werden.

a) Variationen des dichotomen Typus. Die Dichotomie tritt besonders schön bei den Radialstacheln einiger Cölodendriden hervor, so in sehr regelmäßiger Weise bei *Coelodendrum lappaceum* (Textfig. 202). Bei dieser Form ist die Zahl der Gabelungen ziemlich genau fixiert, indem sie bei den Nasal- und Hauptseitendendriten 7, bei den Postnasaldendriten 5—6 beträgt, dagegen macht sich bei anderen Formen in dieser Richtung eine beträchtliche Variabilität geltend. So kann z. B. bei den häufigsten *Coelodendrum*-Arten, bei *C. ramosissimum* und *furca-*

tissimum, die Zahl der Gabelungen an den einzelnen Dendriten zwischen 4 und 6, bezw. zwischen 6 und 9 schwanken.

Auch bei Radialstacheln mit dichotomisch gegabelten Terminalästen lassen sich derartige Schwankungen beobachten, so bei *Auloceros arborescens* und bei mehreren *Coelographis-* und *Coelodecas*-Arten.

b) Uebergänge zur Trichotomie. Nicht selten, so vor allem bei *Coelechinus wapiticornis* (Taf. LXX, Fig. 518, 519, 521) und bei *Cytocladus tricladus* (Syst. Teil, S. 407, Textfig. 63) ist zu bemerken, daß in solchen Formengruppen, welche sonst eine ausgesprochene dichotomische Verzweigungsweise zeigen, die Tendenz hervortritt, zur Trichotomie überzugehen, und zwar in der Weise, daß die beiden primären Aeste sich ungleich verhalten. Der eine gabelt sich regelmäßig dichotomisch weiter, während der andere unmittelbar über dem primären Gabelpunkt sich in zwei Aeste spaltet, die sich ihrerseits regelmäßig dichotomisch verzweigen. Der Abstand der zweiten, unsymmetrischen von der ersten Gablung ist bei den verschiedenen Radialstacheln desselben Individuums variabel (Textfig. 63a u. b), in einzelnen Fällen (Taf. LXX, Fig. 518) können auch alle 3 Aeste von einem Punkte abgehen, so daß eine wirkliche Trichotomie zu stande kommt, deren ursprüngliche Natur aber stets an anderen Teilen des Skelettes deutlich erkennbar ist.

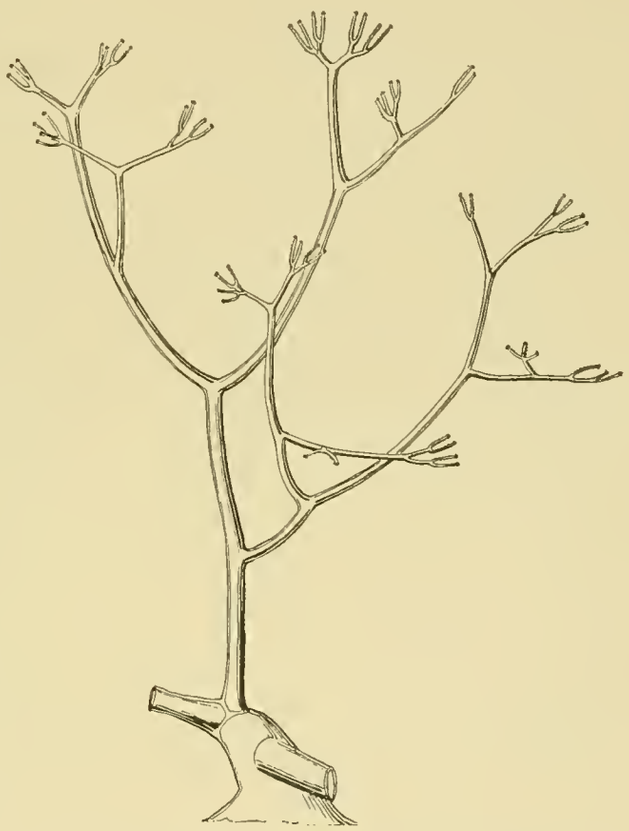


Fig. 202. Postnasaldendrit von *Coelodendrum lappaceum.*

c) Variationen des reinen Doldentypus. Beim Doldentypus, wie er z. B. in besonders ausgeprägter Weise durch einige *Aulographonium*-Arten (S. 484, Textfig. 108; S. 504, Textfig. 137) repräsentiert wird, kommen namentlich hinsichtlich der Zahl der Terminaläste beträchtliche Schwankungen, namentlich auch sogenannte partielle (d. h. auf die einzelnen Radialstacheln desselben Individuums sich erstreckende) Variationen vor. Die Zahlenschwankungen folgen dem Quételet-schen Gesetze, wie in vielen Fällen schon der Augenschein lehrt, z. B. wenn bei Exemplaren der typischen *Aulospathis variabilis bifurca* vorzugsweise zweizinkige Stacheln (Taf. VII, Fig. 75), daneben aber einige dreizinkige (Taf. VII, Fig. 72) und einzelne, mit einem Terminalast ausgestattete (Taf. VI, Fig. 67) auftreten. Die genaue Zählung der einzelnen Stachelformen ermöglicht die Aufstellung einer Galton-Kurve, wie eine solche z. B. für ein Exemplar von *Aulospathis variabilis diodon-triodon* aus der antarktischen Station 149 in Textfig. 203 (feinpunktierte Linie *b*) wiedergegeben ist. Das betreffende Exemplar besaß 3 Radialstacheln mit

„Kuppennadeln“ (ohne Terminaläste), 7 mit 1 rudimentären Terminalast, 20[1]) mit 2, 13 mit 3, 3 mit 4 Terminalästen.

Ist die Zahl der Terminaläste, aus welchen die Dolde zusammengesetzt ist, sehr groß, so findet man zuweilen, daß die Aeste deutlich paarig angeordnet sind, so z. B. bei *Auloscena verticillus* (Taf. XIII, Fig. 136; S. 485, Textfig. 110), eine Erscheinung, die bei den Quirlen mehretagiger Radialstacheln (s. unten) wiederkehrt und anzudeuten scheint, daß die vielstrahligen Dolden morphogenetisch auf wenigstrahlige Formen mit teilweise gegabelten Aesten zurückzuführen sind. Auf den Weg, den dieser Umbildungsprozeß genommen hat, würden unter anderem auch die Terminalbildungen einiger Cölodendriden, insbesondere von *Coelographis antarctica* und *coronata* (Taf. LXVII, Fig. 500 u. 504), hinweisen. Im Zusammenhang damit steht wohl auch die Erscheinung, daß eine der häufigsten Variationen, der man bei doldenförmigen Radialstacheln begegnet, in der Gabelung einiger weniger Terminaläste besteht. Es sei hier nur auf *Aulographis pandora, Aul. pentastyla* (Taf. I, Fig. 8), *Aulographonium pulvinatum* (Taf. XLIII, Fig. 317a), *Aulospathis variabilis* (Taf. VII, Fig. 84) hingewiesen. Das häufige Auftreten dieser unsymmetrischen Gablungen erweckt den Eindruck, als ob eine mühsam zurückgehaltene Tendenz zu weiterer Teilung immer wieder da und dort zum Durchbruch käme.

Fig. 203. Häufigkeitspolygon für die Radialstacheln von *Aulospathis variabilis*. Die Abscissen geben die Zahl der Terminaläste, die Ordinaten die Zahl der Radialstacheln eines Individiums an. a (ausgezogene Linie) bezieht sich auf ein Exemplar (var. triodon-diodon) aus T.-St. 149, b (punktierte Linie) auf ein Exemplar (triodon-diodon) aus T.-St. 145, c (gestrichelte Linie) auf ein Exemplar (tetrodon-triodon) aus T.-St. 41.

Außer der Zahl der Terminaläste sieht man auch deren Richtung (Abgangswinkel) beträchtlichen Schwankungen unterworfen, so namentlich bei den *Aulographis*-Arten aus der *Tetrastyla*- und *Tetrancistra*-Gruppe (Taf. I, Fig. 9, 10, 14—16) und bei *Auloceros arborescens biramens* (Taf. III, Fig. 24—25, 34—35). Speciell die Abweichungen bei *Aulographis* führen schließlich zu Formen mit vollkommen zurückgebogenen, nach Art von Ankerarmen gegen den Weichkörper eingekrümmten Terminalästen (*Aulographis arcuata*, Taf. I, Fig. 10).

d) Variationen des monopodialen oder Aehrentypus. Aehrenförmige Radialstacheln lassen hinsichtlich der Zahl, der Verteilung, der Größen- und sonstigen Differenzierungs-

1) Darunter 7 mit schwach ausgebildeten Terminalästen.

verhältnisse der Seitenäste selbstverständlich eine weitgehende Variabilität erkennen. Es sei nur auf die Radialstacheln von *Aulospathis variabilis aulodendroides* (Taf. VII, Fig. 70, 71) und von *Thalassothamnus ramosus* (Taf. LXXIV, Fig. 538) hingewiesen.

Nicht selten sieht man die Seitenäste mit Vorliebe paarig angeordnet, so bei *Aulastrum spinosum* (S. 501, Textfig. 131), und ebenso lassen sich alle Uebergänge zwischen der rein monopodialen und der mehrquirligen Anordnung erkennen, so bei *Aulosphaera verticillata* (Taf. XII, Fig. 128, 129) und *labradoriensis* (Fig. 126, 127).

e) Falsche Dichotomie. Eine sogenannte falsche Dichotomie im Sinne der Botaniker [1]) kann dadurch zu stande kommen, daß bei einem ährenförmigen Radialstachel die Spitze des Schaftes unterdrückt wird und das oberste Paar von Seitenästen eine apicale Gabel bildet. Einen Fall einer solchen falschen Dichotomie stellt vielleicht eine bei *Coelographis regina* gefundene Doppelbildung (Taf. LXVI, Fig. 498a; S. 639, Textfig. 199, linkes Exemplar, rechts unten) dar, falls es sich nicht um ein Spaltungsmonstrum handelt (vergl. S. 597). Ferner gehören wahrscheinlich hierher die zweizinkigen Peristomvarianten von *Protocystis Thomsoni* (Syst. Teil, S. 256, Textfig. 30a) und *P. varians,* welche wohl dadurch zu stande kommen, daß an dem normalerweise dreizinkigen Peristom der mittlere unpaare Zahn unterdrückt ist.

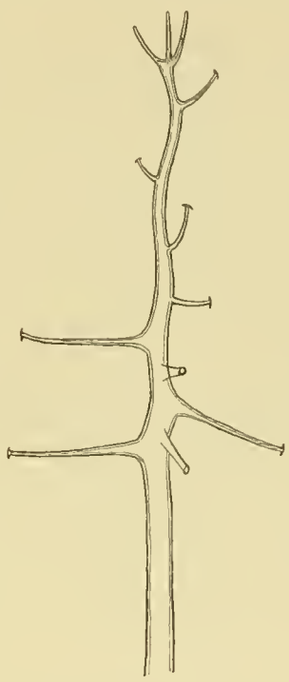


Fig. 204. Nadel von *Aulospathis pinus.*

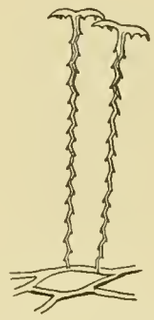


Fig. 205. Ankerfädchen von *Coelodymus ancorotus.* Nach HAECKEL, Rep., tab. 121, fig. 10.

f) Sympodialer Typus. An einen sympodial verzweigten Pflanzenstengel, bei welchem im einfachsten Fall an den einzelnen Knotenpunkten abwechselnd ein linker und ein rechter Seitensproß zum Hauptsproß wird, erinnern manche wellenförmig gebogene Radialstacheln von *Aulospathis pinus* (Textfig. 204), welche an jeder Umbiegungsstelle einen Seitenast abgeben. Zwischen ihnen und den ganz geraden Stacheln bestehen alle Uebergänge.

Die ebenfalls an Sympodien erinnernden zickzackförmigen Ankerfädchen von *Coelothyrsus* und *Coelodrymus* (Textfig. 205) stellen sich gegenüber den geraden Ankerfädchen anderer Formen ebenfalls als Varianten und zwar als solche zweiter Ordnung dar.

g) Variationen bei abgeleiteten Verzweigungstypen. Kompliziertere Verzweigungstypen können in der Weise zu stande kommen, daß entweder die bisher besprochenen Typen sich miteinander kombinieren, oder daß die einzelnen Aeste der Radialstacheln in verschiedener Weise differenziert werden.

Schon die einfach und ganz regelmäßig erscheinenden dichotomischen Verzweigungen der Radialstacheln von *Auloceros* und *Coelodendrum* (Textfig. 202) stellen, sofern die Terminaläste mit Spathillen endigen, streng genommen einen komplizierten Verzweigungsmodus

1) Eine andere Form der falschen Dichotomie entsteht bei Pflanzen, indem sich neben dem Hauptsproß ein Seitensproß senkrecht erhebt und mit ersterem eine symmetrische Gabel bildet.

dar. Denn die Zähnchen der Spathillen sind ja, ontogenetisch betrachtet, nichts anderes als die äußersten, vom dichotomischen Typus mehr oder weniger stark abweichenden Endverzweigungen. Damit ist aber auch bei sonst regelmäßig dichotomischen Formen die Möglichkeit einer weitgehenden Variabilität gegeben, insofern die Spathillen hinsichtlich ihres Ausbildungsgrades und bezüglich der Zahl der Zähnchen sehr beträchtliche Schwankungen primärer und sekundärer Art aufweisen können. So können bei sehr nahestehenden Formen die Spathillen entweder in typischer Weise als bezahnte Endscheibchen ausgebildet sein (S. 484, Textfig. 107), oder sie stellen einfacher gebaute Zackenkronen mit oder ohne axialen Enddorn (Textfig. 108) oder Endknöpfchen mit einem Besatz von winzigen Dornen dar, oder sie können überhaupt ganz fehlen. Uebergänge der verschiedensten Art finden sich z. B. bei den Unterarten von *Auloceros arborescens* (Taf. III).

Verschiedene Varianten weisen mit Bestimmtheit darauf hin, daß die Spathillen in der That morphogenetisch von der dichotomischen Verzweigungsform abzuleiten sind. So sind z. B. die Terminaläste von *Aulographis tetrastyla* (Taf. I, Fig. 10) gewöhnlich am äußersten Ende einmal gegabelt, und die kurzen Sekundärästchen sind an ihrer Spitze mit 2 Zähnchen ausgestattet, bei einer antarktischen Variante dagegen tritt an Stelle der beiden zweizähnigen Sekundärästchen eine eigentliche Spathille mit 4 kräftigen Zähnen (vergl. auch die Variante von *Aul. pentastyla* und *Aulopetasus charoides,* Taf. V, Fig. 47—48). Aehnliche Verhältnisse liegen bei *Sagenoarium Chuni* (Taf. XVIII, Fig. 165) und *Sagoscena floribunda* (Taf. XV, Fig. 150) vor, insofern hier die Aeste der terminalen Quirle bald deutlich gegabelt sind, bald eine zweiteilige Spathille tragen.

Eine zweite Form eines komplizierten Verzweigungsmodus zeigen diejenigen Radialstacheln, welche mit mehreren übereinander gelagerten Astquirlen ausgestattet sind. Bei *Aulospathis* (Taf. VII) sind es deren nur zwei, dagegen tragen die Radialstacheln mancher Aulosphäriden und die Apicalstacheln der Sagosphäriden vielfach eine beträchtlich größere Zahl von Quirlen, denen sich in proximaler Richtung noch einige unregelmäßig stehende Seitenästchen anschließen. Bei *Aulosphaera elegantissima* (S. 502, Textfig. 132) und *Aul. verticillata* können bis zu 12 Astquirle auftreten.

Bei derartigen mehretagigen Radialstacheln zeigt nun sowohl die Zahl der Astquirle wie die Zahl der Strahlen oder Speichen jedes einzelnen Quirles eine beträchtliche individuelle und namentlich partielle Variabilität. Von Interesse sind namentlich diejenigen Varianten, welche eine paarige Anordnung der Quirläste aufweisen. So bestehen bei *Aulosphaera elegantissima* (Textfig. 132) die einzelnen Quirle entweder ziemlich regelmäßig aus 8 oder aber aus 4 gleich an der Basis gegabelten Aesten, und bei *Sagenoarium verticillatum* (Taf. XVIII, Fig. 164) sind die unteren Quirle häufig durch paarig angeordnete Aestchen vertreten. Aehnliches gilt auch für *Aulosphaera labradoriensis* (Taf. XII, Fig. 129), *Aul. trispathis, Aulastrum spinosum* (S. 501, Textfig. 131), *Sagoscena elegans* (Taf. XV, Fig. 151) u. a.

Diese Varianten finden in den Dolden mit paarig angeordneten Aesten, wie sie bei *Auloscena verticillus* (S. 646) vorkommen, und in den Zwischenformen zwischen Dichotomie und Spathillenbildung (s. oben) eine Parallele. Jedenfalls geht aus der Gesamtheit aller dieser Beobachtungen mit Bestimmtheit der enge genetische Zusammenhang zwischen Dichotomie, Dolden-, Quirl- und Spathillenbildung hervor. Die großen Ast-

zahlen, welche manche Dolden und Quirle aufweisen, würden demnach (ontogenetisch und phylogenetisch) auf eine verfrühte dichotomische Gablung der ursprünglich angelegten Aeste zurückzuführen sein, ebenso wie beispielsweise die Tricotylie und Tetracotylie der Keimpflanzen auf einer Spaltung der beiden normalen Blätter beruht (DE VRIES, Bd. II, 1903, S. 214)[1]. In ähnlicher Weise würden sich Spathillen mit zahlreichen Zähnen gewissermaßen als Proliferationen der letzten Aestchen dichotomisch verzweigter Skelettteile darstellen.

Die dritte und zwar die am höchsten differenzierte Form der abgeleiteten Verzweigungstypen stellen die Griffel der Cölodendriden dar, insofern bei ihnen nicht bloß die Terminal- und Seitenäste in verschiedener Weise ausgebildet sind (S. 482, Textfig. 103), sondern vielfach auch die letzteren zweierlei Apophysen, nämlich dendritisch verzweigte Seitenäste und ankertragende Seitenbäumchen aufweisen (S. 497, Textfig. 142).

Bei einigen Cölodendriden ist nun die Zahl, der Abstand und die Verzweigungsweise der Seitenäste der Griffel in merkwürdig genauer Weise fixiert, und zwar trifft dies nicht bloß für gewisse Vorstufen der eigentlichen Griffelröhren, z. B. für die Postnasaldendriten von *Coelodendrum flabellatum* (S. 498, Textfig. 126 *pn*) zu, sondern auch für einige hochspecialisierte Formen, z. B. für die Griffel von *Coelanthemum* (Taf. XLIX, Fig. 516) mit ihrer einfachen Terminalkrone und ihrer ungemein regelmäßigen, aus 3 Paaren von Seitendendriten bestehenden und mit Ankerbüscheln besetzten „Dornbildung". Im Gegensatz zu dieser streng normierten Verzweigungsweise begegnen wir bei anderen Arten einer beträchtlichen Variabilität: so ist z. B. bei der durch ihre Formverschiedenheiten ausgezeichneten *Coelographis regina* (S. 639, Textfig. 199) die Zahl der innerhalb der äußeren Gitterschale abgehenden Seitenäste, die Länge der freien (d. h. über die Gitterschale hinausragenden) Griffelabschnitte und nicht minder die Beschaffenheit der Terminalkronen (Zahl der Aeste, Grad der Bedornung) großen individuellen Schwankungen unterworfen.

Bei mehreren Formen macht sich eine sehr bemerkenswerte primäre Variabilität in der Weise geltend, daß die Seitenäste der Griffel die Neigung zeigen, ebenfalls zum Griffeltypus überzugehen. Dies ist vor allem bei *Coelographis antarctica* (Syst. Teil, S. 346, Fig. 41 u. 42) und bei *Coeloplegma murrayanum* (Syst. Teil, S. 381) der Fall. Bei einer dritten Form, nämlich bei *Coelotetraceras xanthacanthum*, sah ich einmal, daß sogar ein tertiärer Ast als asymmetrischer, schwach entwickelter Griffel ausgebildet war. Hier handelt es sich aber sicherlich um eine eigentliche Abnormität. Da in allen diesen Fällen, angesichts der mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Entwicklung der Cölodendriden (Syst. Teil, S. 347 ff.), schwerlich an einen Atavismus zu denken ist, so haben wir wohl eine Uebertragung einer vom Stamme erworbenen Potenz auf die Aeste anzunehmen.

Ontogenese der Variationen.

Eine der Aufgaben der Variationsforschung ist es, die ontogenetische Entstehung der Abänderungen und die physiologischen Bedingungen ihres Zustandekommens kennen zu lernen und insbesondere diejenigen Phasen der Keimesentwicklung festzustellen, in welchen die Divergenz

1) Als eine weitere Konsequenz dieser Auffassung würde sich die Notwendigkeit ergeben, die dreizinkigen Gabeln, nicht wie DREYER annimmt, als ursprüngliche, sondern als abgeleitete Verzweigungstypen zu betrachten (vergl. S. 587).

im Entwicklungsverlauf der einzelnen Varianten ihren Anfang nimmt. Logisch betrachtet, würde die Behandlung dieser Frage der experimentellen Erforschung der Ursachen der Variabilität voranzugehen haben, ebenso wie die deskriptive Darstellung der normalen (typischen) Entwicklung den notwendigen Ausgangspunkt für die entwicklungsmechanischen Untersuchungen gebildet hat. Indessen haben sowohl die Botaniker als die Zoologen in der Regel diesen Weg nicht eingehalten, sondern entweder beide Methoden gleichzeitig und in engster Verbindung angewandt (wie z. B. in der mit der Variationslehre in engem Zusammenhang stehenden Geschlechtsbestimmungslehre), oder sie haben unter Verzicht auf die Lösung der ersten Frage sofort eine kausale Erklärung der Variationen zu geben versucht (z. B. bei der Erforschung des Albinismus).

Bei den Radiolarien liegt nun aber in der That, wegen der geringen Zahl der Etappen, in welchen sich speciell die Skelettentwicklung vollzieht, die Möglichkeit vor, auf die Ontogenese der Variationen genauer einzugehen. Wir können insbesondere festzustellen versuchen, welche unter den bei der Formbildung beteiligten Einzelprozessen und wann und wo dieselben variieren müssen, damit sich das äußere Bild eines Charakters ändert. Dagegen ist freilich bei den Radiolarien die Untersuchung der Ursachen der Variabilität, aus den mehrfach hervorgehobenen Gründen, vorläufig nur in beschränktem Maße möglich.

Schon bei der Aufzählung der pathologischen Skelettformen hat sich einiges Material für die Behandlung unserer Frage ergeben. Wenigstens deuten manche Erscheinungen der Entwicklungshemmung, so besonders die Verkümmerungsformen der Aulacanthidennadeln, ohne weiteres den Weg an, auf welchem gewisse normale Varianten mittelst Genepistase (EIMER) entstanden sein mögen.

Auch an anderen Stellen des dritten Abschnittes, so bei der Besprechung der Ontogenese des Castanelliden- und Aulosphäridenskelettes und bei der Aufzählung der Mittel der Formbildung wurde unsere Frage gestreift: es wurde zu zeigen versucht, wie es wahrscheinlich bloß auf das Selbständigbleiben oder Zusammenfließen der zunächst abgeschiedenen Collenchymtropfen ankommt, ob die einfachen Knotenpunkte des Castanellidentypus oder die komplizierten „Radgelenke“ einer *Aulosphaera* (vergl. S. 615, 628), bezw. ob einfache, ungegliederte Röhrenstacheln nach Art der Aulacanthidennadeln oder gekammerte Apophysen vom Medusettidentypus zu stande kommen (S. 619).

Was nun die im vorigen Kapitel aufgezählten primären und sekundären Variationen anbelangt, so kommen diejenigen, die sich auf den Gesamtorganismus einschließlich des Weichkörpers beziehen, also die Größen- und Formschwankungen, vorderhand nicht in Betracht, da über ihr ontogenetisches Verhalten nichts Näheres ausgesagt werden kann. Auch über die äußeren Ursachen dieser Verschiedenheiten können nur einige Vermutungen ausgesprochen werden (vergl. S. 622).

Die übrigen Arten der Variabilität lassen sich zum größten Teil auf die Abänderung je eines der Einzelprozesse zurückführen, welche bei der Ontogenese des Skelettes normalerweise zusammenwirken, und zwar kommen vorzugsweise in Betracht die verschiedenen Sekretionsvorgänge, die Sprossungsvorgänge, sowie diejenigen Anordnungsverhältnisse, als deren Ursachen vorläufig „richtende Centren“ hypothetischer Art angenommen worden sind.

Eine sehr beträchtliche Anzahl von Variationen beruht auf Modifikationen der Sekretionsvorgänge, und zwar können in dieser Richtung sowohl Unterschiede quantitativer, wie qualitativer Art die Entstehung von Variationen herbeiführen. Ob z. B. die Innen- oder Marksubstanz der Skelettteile eine mehr grobschaumige oder eine feinalveoläre Spongiosastruktur annimmt, wird bald durch die Masse, bald durch den Aggregatzustand und die stoffliche Beschaffenheit der abgeschiedenen Collenchymtröpfchen bedingt sein, denn von allen diesen Faktoren könnte es abhängen, ob die Collenchymtröpfchen zu größeren „Vakuolen" zusammenfließen oder getrennt bleiben.

In ähnlicher Weise könnten ebensogut Unterschiede quantitativer und physikalischer Art, wie specifisch-stoffliche Verhältnisse darüber entscheiden, ob eine Kammerung der hohlen Radialstacheln mehr zufällig (wie bei den Aulosphäriden, Textfig. 175, und Aulacanthiden, Textfig. 196), oder in regelmäßiger Weise (wie bei den Medusettiden, Textfig. 140) zu stande kommt.

Auch bei der Entstehung anderer Varianten, die mit Modifikationen der Kieselsäureabscheidung und des Verkieselungsprozesses zusammenhängen, dürften entweder quantitative oder qualitative Momente in Betracht kommen. So spielt bei der Bildung der zahlreichen Varianten der *Aulokleptes*-Stacheln (S. 605) zweifellos die Masse der abgeschiedenen Hartsubstanz eine wesentliche, formbestimmende Rolle, und zwar ist es denkbar, daß die Quantität der Kieselsubstanz, welche von der Sarkode zur Abscheidung gebracht wird, ihrerseits durch die Beschaffenheit der Fremdkörper-Unterlage (Diatomeenschalen, Aulacanthidenstacheln) bestimmt wird. Auf der anderen Seite dürften z. B. die leichten Unterschiede in der natürlichen Färbung, wie sie vielfach auch bei Angehörigen engerer Formenkreise auftreten, auf qualitativen Differenzen der Hartsubstanz beruhen, und zwar werden wohl die leicht bräunlichen und gelblichbräunlichen Töne, welche die Skelettteile einiger Aulosphäriden (Taf. XI, Fig. 110; Taf. XIII, Fig. 132, 134) im Gegensatz zu nahe verwandten Formen aufweisen, auf Dichtigkeitsunterschiede oder auf Verschiedenheiten des „Korns" zurückzuführen sein, während die ausgesprochen gelbliche Färbung, welche *Aulacantha laevissima* (Taf. X, Fig. 98) und *Coelotetraceras xanthacanthum* (Taf. LXVII, Fig. 499) an ihren Radialstacheln zeigen, möglicherweise stofflich-chemischer Natur ist. Allerdings liegt diese letztere Abweichung angesichts der ziemlich isolierten Stellung der beiden Formen nicht mehr im Bereich der Variationen erster und zweiter Ordnung.

Eine weitere Gruppe von Variationen, nämlich die Abänderungen der Verzweigungstypen, beruht auf Modifikationen der Sprossungsvorgänge, welche sich an der häutigen Skelettanlage vor Eintritt der Verkieselung abspielen. Wie nämlich zahlreiche, als Entwicklungshemmungen zu deutende Abnormitäten erschließen lassen (S. 601), ist die häutige Anlage der Aulacanthidenstacheln (Gallertvakuole + plasmatische Hülle oder Vakuolenhaut) als ein von der Gesamtsarkode abgegliedertes, mehr oder weniger selbständig (autonom) gewordenes, morphologisches Individuum zu betrachten, welches vor allem auch die Fähigkeit der Selbstteilung besitzt und also in die Kategorie der Automerizonten (Roux, 1893) gehört[1]). Der einfachste Teilungsmodus, welchem wir bei solchen Gebilden begegnen, ist die dichotomische Gablung, und zwar kommt speciell bei den Tripyleen überhaupt nur die einseitige dichotomische Gablung vor. (Ob wir in den Doppelspikulis der Collodarien Weiterbildungen eines zweiseitigen dichotomischen Gablungsmodus zu sehen haben, soll hier nicht weiter erörtert werden.) Zahl-

1) Einen Automerizonten ähnlicher Art stellt wohl die Centralkapsel von *Cytocladus* dar (s. unten).

reiche Variationen, welche die Verzweigungsmodi des Tripyleenskelettes aufweisen, lassen sich nun dem Verständnis näher bringen oder wenigstens unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenfassen, wenn wir ihnen eine auf Teilungszahl und Teilungsrhythmus sich erstreckende Variabilität der Sprossungen der häutigen Stachelanlagen zu Grunde legen.

Im einfachsten Falle können Plus- und Minus-Varianten der Verzweigung in der Weise entstehen, daß die Zahl der Gablungen, welche bei den radiären Skelettelementen in ähnlicher Weise normiert zu sein pflegt, wie beispielsweise die Zahl der Teilungsschritte in der Ovogenese, im Zustand der häutigen Anlage eine Vermehrung oder Verminderung erfährt. Plus-Varianten sind z. B. die unregelmäßigen Gablungen, welche bei manchen Aulacanthiden (*Aulographis*- und *Aulospathis*-Formen) an einzelnen Stachelästen aufzutreten pflegen (S. 646), dagegen stellen sich als Minus-Varianten diejenigen Stacheln von *Aulospathis variabilis bifurca* dar, bei welchen sich auf dem blasig erweiterten Schaftende statt einer zwei- oder dreizinkigen Gabel ein einziger, in der Verlängerung des Schaftes gelegener Terminalast erhebt (S. 645). Auch die Vermehrung der Astzahl in den Enddolden und in den subterminalen Astquirlen (S. 648) kann, worauf einzelne Bilder mit Sicherheit hinweisen, durch eine in statu nascendi und dicht über der Abgangsstelle vor sich gehende, dichotomische Gablung der Aeste zu stande kommen, so wie z. B. beim Klee (*Trifolium pratense* und *repens*) die Vermehrung der Blattzahl auf 4—7 durch Spaltung der Seiten- und Endblättchen bewirkt wird (DE VRIES, 1901, S. 443).

Trichotomien, wie sie für *Coelechinus wapiticornis* und *Cytocladus tricladus* charakteristisch sind (S. 645), sind zurückzuführen auf einen ungleichen Teilungsrhythmus der beiden primären Aeste der Radialstacheln. Während nämlich sonst die häutigen Anlagen der Stacheläste in synchroner Weise ihre sekundären und tertiären Gablungen ausführen, schreitet in den genannten Fällen der eine Primärast in der Teilung voran, so wie z. B. auch bei den Kernteilungen der Tripyleen eine Heterochronie der späteren Teilungsschritte eine sehr häufige Erscheinung ist (s. unten). Da bei unseren Formen die Trichotomie sich gewöhnlich auf sämtliche Radialstacheln in gleichmäßiger Weise erstreckt, so können, wie gleich hier hervorgehoben werden soll, nicht zufällige, äußere Momente (z. B. die Verteilung der Alveolen) die Ursache sein.

Ich möchte annehmen, daß in der gleichen Weise auch die drei- und vierzinkigen Gabeln, welche für die Radialstacheln von *Aulographis pandora* charakteristisch sind und unter allen Skelettformen der Tripyleen dem Typus des einfachen Vierstrahlers am nächsten kommen (S. 587, Textfig. 170a), in letzter Linie als Spaltungsvarianten des zweizinkigen Stacheltypus aufzufassen sind, ähnlich wie z. B. die Tetracotylie und Tricotylie aus der Dicotylie durch Spaltung der Keimblätter hervorgeht (DE VRIES, 1903, S. 214).

Inwieweit auch die übrigen Verzweigungsformen und deren Variationen ontogenetisch und phylogenetisch auf Abweichungen vom dichotomischen Sprossungsmodus zurückzuführen sind, mag dahingestellt sein. Jedenfalls stellt der monopodiale oder Aehrentypus eine morphogenetisch selbständige oder jedenfalls sehr selbständig gewordene Verzweigungsform gegenüber dem dichotomischen und dem von diesem abgeleiteten Doldentypus dar, wie denn auch die Botaniker eine prinzipielle Verschiedenheit zwischen der monopodialen und der dichotomischen Verzweigungsweise anzunehmen pflegen[1]). Bei manchen Varianten, z. B. bei vielen Nadeln von

1) Diese Auffassung finde ich in den Lehrbüchern von LEUNIS und von STRASBURGER-NOLL-SCHENCK-KARSTEN vertreten. Ueber die Ableitung der Dreiblättrigkeit des Klees vom gefiederten Typus der Papilionaceen vergl. DE VRIES, 1901, S. 573.

Aulospathis variabilis aulodendroides (Taf. VII, Fig. 70, 71), hat man in der That den Eindruck, als ob zwei relativ selbständige Entwicklungstendenzen, die dichotomische und die monopodiale, miteinander im Kampfe liegen.

Mit der Zurückführung der Verzweigungsvarianten auf die an den häutigen Stachelanlagen sich abspielenden Sprossungen erhebt sich die Frage, durch welche Faktoren ihrerseits wieder die Modifikationen dieser Sprossungsvorgänge verursacht werden. Hierüber lassen sich zur Zeit natürlich keine bestimmten Aussagen machen. Man könnte höchstens die Vermutung aufstellen, daß die Plus-Varianten der Verzweigungszahl (z. B. die unregelmäßig auftretenden Gablungen an den Terminalästen mancher *Aulographis*- und *Aulospathis*-Formen, S. 646) durch Aufhebung von irgendwelchen Hemmungsvorrichtungen zu stande kommen, welche außerhalb der Stachelanlage in der umgebenden Sarkode ihren Sitz haben, oder daß sie — worauf die relativ starke Verzweigung vieler antarktischer Formen hinweist, S. 571 — direkt durch die in der Außenwelt gelegenen Faktoren ausgelöst werden. Diejenigen Modifikationen der Sprossung freilich, welche zu regelmäßiger wiederkehrenden, zum Teil sicher erblichen Asymmetrien hinüberführen (Entstehung der Trichotomie bei *Coelechinus* und *Cytocladus*), können ihre Ursache wohl nirgends anders als in der häutigen Stachelanlage selber, also in deren konstitutionellen Verhältnissen oder, wie man vielleicht sagen kann, in der Architektonik des Artplasma-Moleküls haben.

Einer dritten Gruppe von Variationen liegen Modifikationen derjenigen Verhältnisse zu Grunde, die man gewöhnlich als die promorphologische Konstitution der Zelle zu bezeichnen pflegt. Hierher gehören Abänderungen in der Zahl und Anordnung der Knotenpunkte und damit in der ganzen Maschenstruktur, wie sie bei den Gitterschalen der Phäosphärien und der einfacheren Phäocalpien eine häufige Erscheinung sind (Modifikationen der „Dreiecks-“ und „Viereckssstellung“ bei den Aulosphäriden, wechselnde Porenzahl und Porenweite der Castanelliden u. s. w.), sowie die Zahlenvarianten der Radialstacheln der Circoporiden und Tuscaroriden Für die Gitterschalen wurde aus gewissen Abnormitäten der Schluß gezogen, daß die Zahl und Anordnung der Knotenpunkte und damit auch der Radialstacheln durch irgendwelche „richtende Centren“ bedingt sei, welche eine Art von Abstoßung aufeinander ausüben und demnach, bei gegebener Zahl, innerhalb der peripherischen Schichten des Weichkörpers eine gleichmäßige Verteilung anstreben [1]). Da nun ferner gezeigt werden kann, daß zwischen der Anordnungsweise, welche die Knotenpunkte und Radialstacheln der Castanelliden zeigen, und derjenigen, die man bei den Circoporiden und Tuscaroriden antrifft, alle Uebergänge bestehen, so muß wohl auch für die letzteren beiden Formengruppen angenommen werden, daß die Anordnung und Zahl der Radialstacheln und die hierbei auftretenden Varianten durch „richtende Centren“ bestimmt werden.

Mit der Hilfsannahme der richtenden Centren haben wir freilich die Frage nach den Ursachen der Variabilität der Stachelzahl auf den nämlichen Punkt hingeführt, auf den wir schließlich auch bei der Besprechung der Verzweigungsvarianten gelangt sind, nämlich vor morpho-

1) Daß der Sitz der richtenden Agentien, welcher Art sie auch sein mögen, innerhalb der Oberflächenschichten selber gelegen sein muß, dürfte auch daraus hervorgehen, daß bei nicht-regulären (birn- oder ballonähnlichen) Weichkörperformen die von den Centren abhängige Maschenstruktur durchaus den Krümmungen des Weichkörpers angeschmiegt ist. Auch die in den Knotenpunkten sich erhebenden Radialstacheln stehen senkrecht zur Oberfläche (S. 515, Textfig. 144; Taf. XI, Fig. 105 u. a.) und sind nicht etwa sämtlich auf das Weichkörper-Centrum zu orientiert.

genetische Verhältnisse, in welche tiefer einzudringen ausschließlich der experimentellen Forschung vorbehalten sein wird.

Ueber den Charakter der Variationen und ihre Bedeutung für die Artbildung.

Auf einen etwas festeren Boden gelangen wir zurück, wenn wir den Versuch machen, die bei den Radiolarien beobachteten Variationen in den üblichen Kategorien der Variabilität unterzubringen.

Daß die Größen-, Form- und Massenvariationen überwiegend den Charakter von fluktuierenden Abänderungen teils individueller, teis partieller Art besitzen, geht bei verschiedenen Tripyleengruppen schon aus einer vergleichenden Betrachtung der in einem Fang erbeuteten Individuen mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, obwohl eine statistisch-graphische Darstellung dieser Verhältnisse nicht ausgeführt wurde. Ich möchte hier nur an einige Castanelliden, insbesondere an *Castanidium variabile,* erinnern, bei welch letzterem die Hunderte von Individuen, welche manche Netzzüge geliefert haben, nach den drei genannten Richtungen hin alle erdenklichen Uebergänge zeigen, so daß eine Abgrenzung von Arten unmöglich und sogar die Heraushebung einzelner Typen (Formenkerne) mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Jedenfalls liegen keine Anhaltspunkte vor für die Annahme, daß dieses Formenchaos aus zahlreichen nebeneinander her laufenden selbständigen Linien oder konstanten Elementararten im Sinne von H. DE VRIES (1901, S. 33, 120) zusammengesetzt sei, eine Möglichkeit, welche allerdings nur mittelst weitgehender Züchtungen endgiltig geprüft werden könnte.

Wie viele von diesen Variationen nun erblicher Natur und daher als Fluktuationen im engeren DARWIN'schen Sinne zu betrachten sind und wie viele von ihnen nichterbliche, unter der Wirkung äußerer Faktoren individuell erworbene Abänderungen sind, d. h. also Somationen nach der von PLATE (vergl. 1908, S. 315) passend vorgeschlagenen Bezeichnungsweise, das kann am konservierten Material nicht ermittelt werden.

Aehnliches gilt für die Variationen, welche sich auf die Größe und Beschaffenheit der Poren, die Länge der Radialstacheln und die Ausbildung der pyramidenförmigen Stachelsockel beziehen.

Von größerem Interesse sind die auf Zahlenverhältnisse (numerische Eigenschaften) sich erstreckenden Abänderungen [meristische Variationen nach BATESON [1])], so besonders die Variationen in der Zahl der Terminaläste bei den Aulacanthiden *(Aulographis pandora, Aulospathis variabilis)* und in der Stachelzahl der Tuscaroriden. Speciell für die letztgenannten Varianten habe ich in meiner ersten Mitteilung (1904) die Bezeichnung Stachelmutanten gebraucht, da z. B. der Uebergang von der dreistrahligen zur zweistrahligen Variante, wie er bei *Tuscaretta tubulosa* gelegentlich vorkommt (S. 582, Textfig. 165, links), durchaus den Charakter einer sprungweisen, diskontinuierlichen Abänderung zu haben scheint. Dieser Eindruck wird dadurch noch erheblich verstärkt, daß in einzelnen Fällen die Veränderung der Stachelzahl mit einer Veränderung der Schalenform und damit des äußeren

1) Vergl. PLATE, 1908, S. 103.

Habitus Hand in Hand geht. So sind z. B. bei *Tuscarantha Braueri* die zweistacheligen Individuen schildförmig (Taf. XXVII, Fig. 210), die dreistrahligen dreiseitig- (Fig. 209) und die vierstrahligen vierseitig-prismatisch.

Nun zeigt sich aber[1]), daß die meristischen Variationen auch bei den Tripyleen von dem Gesetze QUÉTELET's beherrscht werden, in ähnlicher Weise, wie dies nach WELDON, DUNCKER[2]) u. a. für die numerischen Eigenschaften bei Krebsen und Fischen (z. B. die Zahl der Rostralzähne bei ersteren, die Zahl der Flossenstrahlen bei letzteren) gilt, d. h. es lassen sich, wie oben gezeigt wurde, bei *Aulospathis variabilis* (Textfig. 203), *Tuscaretta tubulosa* (Textfig. 200), *Tuscarantha Braueri* (Textfig. 201) u. a. symmetrische GALTON-Kurven oder besser Variations-Polygone aufstellen, aus denen hervorgeht, daß die mittleren Ast- und Stachelzahlen am häufigsten, die kleinsten und größten Zahlen relativ selten sind. Danach würden also die Ast- und Stachelvarianten der Tripyleen, wenigstens nach der DE VRIES'schen Terminologie[3]), unter den Begriff der individuellen fluktuierenden Variation fallen.

Wichtig für die weitere Beurteilung der numerischen Abänderungen der Tripyleen ist nun der Umstand, daß innerhalb eines und desselben Formenkreises das Maximum der GALTON-Kurve sich verschiebt, wenn man Individuengruppen aus verschiedenen Meeresgebieten ins Auge faßt[4]). So zeigt das für *Aulospathis variabilis* gegebene Variationspolygon, daß die antarktischen Exemplare (Varietät *triodon-diodon*, Textfig. 203 a u. b) ihr Maximum über der Abscissenzahl 2 besitzen, während bei den tropischen Exemplaren (Varietät *tetrodon-triodon*, Textfig. 203 c) das Maximum nach 3 verschoben erscheint. (Die Polygone lassen gleichzeitig erkennen, daß die Zahl der Radialstacheln in der Antarktis größer ist als in den Tropen; vergl. S. 571.) Das nämliche gilt auch für die Stachelvarianten der Tuscaroriden, insofern z. B. bei der atlantischen *Tuscaretta tubulosa* beim Uebergang aus den tropischen in die kühleren Meeresteile an Stelle von 3 allmählich 4 Aboralstacheln zur Regel werden, und bei der atlantischen Varietät von *T. globosa* die Zahl der Aboralstacheln gewöhnlich 4, seltener 5 beträgt, während die antarktischen Exemplare *(T. globosa Chuni)* meist 5, seltener 4 oder 6 Stacheln besitzen. Leider fehlen mir aber für *Tuscaretta tubulosa* genaue Zahlenangaben (s. S. 642), und von *T. globosa* liegen mir nicht genügend atlantische Exemplare vor, um eine graphische Darstellung geben zu können.

Diese je nach dem Fundorte wechselnden Zahlenverhältnisse legen zunächst die Frage nahe, inwieweit vielleicht unsere Varianten unter den Begriff der DE VRIES'schen Halb- und Mittelrassen fallen. Bekanntlich versteht DE VRIES darunter Rassen [= erbliche Formen[5])] innerhalb welcher zwei antagonistische Merkmale, ein aktives und ein latentes, miteinander im Kampfe stehen. Kommt in einer solchen Rasse das latente Merkmal oder die Anomalie nur ausnahmsweise neben dem aktiven Merkmal zum Vorschein, so wird diese Rasse in Bezug auf

1) Schon im Systematischen Teil (S. 193) wurde gegen die Bezeichnung „Stachelmutante" der Einwand erhoben, daß die Stachelzahl nicht streng vererbt wird, wie eine aus 5- und 6-strahligen Individuen gemischte *globosa*-Kolonie zeigt. Zum Begriff der Mutation gehöre aber, daß das betreffende Merkmal oder die Merkmalsgruppe erblich sei. Dieser Einwand ist indessen nicht stichhaltig, da die betreffende Kolonie sehr wohl ein Kreuzungsprodukt verschiedener, mutativ entstandener Rassen darstellen könnte.

2) Vergl. DUNCKER, 1899.

3) Vergl. H. DE VRIES, 1901, S. 35; FRUHWIRTH, 1905, S. 151, sowie PLATE, 1908, S. 73, 75.

4) Vergl. DUNCKER, 1899 u. a.

5) DE VRIES, I, 1901, S. 424.

dieses Merkmal als Halbrasse [besser vielleicht nach PLATE[1]) als Schwachrasse] bezeichnet; tritt dagegen das latente Merkmal annähernd gleich häufig auf wie das aktive, so spricht DE VRIES von einer Mittelrasse.

In unserem Falle würde also, wenn wir die Dreizähligkeit als das normalerweise aktive, die Vierzähligkeit als das latente Merkmal betrachten, *Tuscarantha Braueri* (Textfig. 201) mit einer Halbrasse, der atlantische Formenkreis von *Tuscaretta tubulosa* (Textfig. 200) mit einer Mittelrasse zu vergleichen sein. Auch das Wenige, was wir über die Erblichkeitsverhältnisse bei den Tuscaroriden wissen (S. 643), würde sich mit einer solchen Deutung in Einklang bringen lassen. In ähnlicher Weise könnten die Astvarianten von *Aulospathis* (Textfig. 203) zu den tricotylen Halb- und Mittelrassen DE VRIES', noch besser aber zu den mehrscheibigen Rassen des Rotklees *(Trifolium pratense)* in Parallele gesetzt werden, insofern bei letzteren die verschiedenen Blätter eines und desselben Exemplares eine verschiedene Anzahl von Scheiben besitzen können und demnach auch hier, wie bei *Aulospathis,* eine partielle Variabilität vorliegt.

So nahe nun aber alle diese Vergleiche liegen, so ist doch nicht zu vergessen, daß die latenten Merkmale, welche bei den Halb- und Mittelrassen DE VRIES' zum Vorschein kommen, großenteils eigentliche Anomalien sind, sei es wirklich Teratologien und Monstrositäten, wie z. B. die Zwangsdrehungen und Verbänderungen[2]), sei es Atavismen, wie die Mehrscheibigkeit beim Klee[3]). Die meisten dieser Varianten liefern im Zusammenhang damit auch nur unsymmetrische (halbe) GALTON-Kurven[4]). Dagegen handelt es sich bei unseren Ast- und Stachelvarianten großenteils um durchaus physiologische, in sich harmonische, vollkommen angepaßte Variationen, wie schon daraus hervorgeht, daß die einzelnen Varianten bestimmte Meeresteile bevorzugen und also in ihrem Auftreten offenbar von den Temperaturverhältnissen abhängig sind. Ob damit freilich ein prinzipieller Gegensatz zu den DE VRIES'schen Rassen gegeben ist, läßt sich um so weniger entscheiden, als ja in unserem Falle die für die Halb- und Mittelrassen charakteristischen Erblichkeitsverhältnisse[5]) vorläufig nicht weiter verfolgt werden können.

Während also aus den wechselnden Zahlenverhältnissen, welche die Ast- und Stachelvarianten der Tripyleen aufweisen, keine engeren Beziehungen zu den Halb- und Mittelrassen DE VRIES' abgeleitet werden können, so geht doch aus dem geographischen Verhalten der numerischen Varianten jedenfalls so viel hervor, daß sie mindestens in vielen Fällen einen erblichen Charakter haben. Für die 3- und 4-strahligen Varianten von *Tuscaretta tubulosa* und für die 4- und 5-strahligen Unterarten von *T. globosa* steht dies außer Zweifel, da in den einen Meeresgebieten jeweils die niedrigere, in den anderen die höhere Zahl die Regel bildet und sich also offenbar durch Vererbung forterhält. Ob auch die seltenen Extreme, z. B. die 2- und die 5-strahlige Varietät von *T. tubulosa,* eine erbliche Natur haben, läßt sich natürlich nicht feststellen, doch ist wohl anzunehmen, daß dies zutrifft, und daß sie sich bei Kreuzungen „recessiv" verhalten.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die meristischen (numerischen) Varianten der Tripyleen ihrer äußeren Erscheinung nach einen diskontinuierlichen,

1) 1904, S. 206.
2) H. DE VRIES, I, 1901, S. 425.
3) l. c. S. 436, Anm.
4) l. c. S. 431.
5) H. DE VRIES, II, 1903, S. 219.

sprunghaften Charakter haben und sogar mit Aenderungen im äußeren Habitus verbunden sein können *(Tuscarantha Braueri)*, daß sie aber dem QUÉTELET'schen Gesetze unterworfen und durch symmetrische GALTON-Kurven darstellbar sind, und endlich, daß sie mindestens, wo sie als Lokalformen auftreten, einen erblichen Charakter annehmen. Sie stehen also den bei Krebsen und Fischen beobachteten meristischen Variationen am nächsten, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß die Aenderungen eines Merkmales unter Umständen tiefer greifende Aenderungen im äußeren Habitus herbeiführen können, was mit den besonderen, für die einzelligen Organismen giltigen Verhältnissen im Zusammenhang steht. Eine vollkommene Uebereinstimmung mit einer der von DE VRIES (1901, S. 33 ff.) aufgestellten Kategorien besteht nicht: von den auf dem Wege der progressiven Mutation entstandenen, großenteils lokalen Elementararten sind sie durch ihre numerischen Häufigkeitsverhältnisse, von den Partialmutationen (retrogressiven und degressiven Mutationen), sowie von den Halb- und Mittelrassen durch ihren physiologischen (wahrscheinlich adaptiven) Charakter und ihre lokale Distribution, von der individuellen, fluktuierenden Variabilität, welche DE VRIES als nicht-erblich und nicht-artbildend betrachtet, durch ihren mehr sprunghaften, diskontinuierlichen Charakter und, wie wir sehen werden, durch ihre Bedeutung für die Artbildung unterschieden.

Es soll hier noch die Natur einiger anderen Variationen besprochen werden, von denen einige allerdings einen mehr pathologischen Charakter haben. Im Zusammenhang damit finden auch verschiedene Formdivergenzen Erwähnung, welche normalerweise jenseits des Gebietes der primären und sekundären Variationen liegen, bei welchen aber doch mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß sie da und dort den Charakter von „Variationen" besitzen, d. h. von Formschwankungen, die innerhalb engerer Verwandtschaftskreise zu Tage treten können.

Als Partialmutationen, und zwar als retrogressive Mutationen, d. h. als Defektrassen, welche durch sprungweisen Ausfall eines Merkmales zu stande kommen, sind einige häufiger vorkommende Entwicklungshemmungen zu betrachten. Hierher sind die stachellosen Varianten von *Cannosphaera* (Taf. XIV, Fig. 143) und *Castanidium* (Taf. XXXVI, Fig. 277) zu rechnen, vielleicht auch die von HAECKEL beschriebenen stachellosen Aulosphäriden. Es muß dahingestellt bleiben, inwieweit alle diese stachellosen Formen nur den Charakter von gelegentlichen, durch sprungweisen Wegfall des Stachelbesatzes entstandenen Mutationen besitzen, oder ob sie als eigentliche, lebensfähige Rassen von allerdings recessivem Charakter zu betrachten sind.

Ferner legt die weitgehende Uebereinstimmung, welche einige stacheltragende Challengeriden, z. B. *Protocystis Swirei* (Taf. XLIX, Fig. 384) und *bicornis* (Fig. 387), im ganzen Habitus mit den neben ihnen vorkommenden stachellosen Formen, *P. acornis* (Fig. 385) und *tridens* (Fig. 382), aufweisen, den Gedanken nahe, daß letztere ursprünglich als Defektrassen ihre Entstehung genommen haben oder als solche immer wieder zum Vorschein kommen.

Aehnliches dürfte auch für die stachellosen Varianten von *P. Tizardi* (Taf. L, Fig. 406) und *Challengerosium Bethelli* (Taf. LI, Fig. 423, 424, 428) gelten.

Mehr pathologischer Natur sind einige Vorkommnisse bei den Aulacanthiden, so besonders die „Kuppennadeln" von *Aulospathis*, welche, statt mit einer mehrzinkigen Gabel, mit einer leicht blasig aufgetriebenen Kuppe abschließen (Taf. VI, Fig. 65—67). Bei einigen Exem-

plaren von *Aulospathis variabilis diodon* und *monodon* treten diese Kuppennadeln so zahlreich auf, daß man fast von Defektrassen sprechen kann.

Die unbedornten oder ganz schwach bedornten Varianten, die bei *Tuscaridium cygneum* und anderen Tuscaroriden neben stärker bedornten Formen auftreten, und an welche man im Hinblick auf die stachellosen Mutationen vieler Pflanzen an dieser Stelle denken könnte, haben sicher einen fluktuierenden Charakter.

Totalmutationen vom *Oenothera*-Typus können bei den Radiolarien und speciell bei den Tripyleen nicht nachgewiesen werden. Daß sich bei *Tuscarantha Braueri* und *Tuscarilla nationalis* mit dem Herabsinken der Zahl der Aboralstacheln von 3 auf 2 auch die Schalenform und der ganze äußere Habitus ändert, wurde bereits erwähnt. Doch kann wenigstens bei *Tuscarantha Braueri* von einer Totalmutation deshalb nicht gesprochen werden, weil andere Merkmale, z. B. die Beschaffenheit der Füllsubstanz, die Peristombildung, unverändert bleiben. Vielleicht liegen bei *Tuscarilla* in dieser Richtung etwas andere Verhältnisse vor (S. 640), doch ist hier noch eine eingehendere Untersuchung an größerem Materiale nötig.

Mit den Totalmutationen steht möglicherweise eine andere, bei den Tuscaroriden sehr auffällig hervortretende Erscheinung in einer gewissen Berührung, nämlich die Thatsache, daß die verschiedenen Merkmale in den verschiedensten Kombinationen miteinander verbunden sein können. So finden sich z. B. die drei am häufigsten auftretenden Typen der Schalenform, nämlich der kuglige oder birnförmige, der pyramidenförmige und der spindelförmige Typus, in jeder nur denkbaren Weise mit den drei Haupttypen des Peristoms, dem strahligen, dem korbförmigen und dem vogelkopf- oder helmförmigen, kombiniert (1906b, S. 46, Fig. 8; Syst. Teil, S. 212 ff., Textfig. 22), und ebenso lassen sich Kombinationen anderer Merkmale nachweisen. Aehnliches gilt für einige Aulacanthiden *(Aulospathis)*, Castanelliden und Coelodendriden. Derartige kaleidoskopische Zusammenstellungen, in welchen eine relative Unabhängigkeit, also eine geringe Korrelation der einzelnen Merkmale zum Ausdruck kommt, sind wiederholt auch bei höheren Tieren gefunden worden (vergl. PLATE's *Cerion*-Schnecken), und es würde zu untersuchen sein, inwieweit hier Beziehungen zu den bei den DE VRIES'schen Totalmutationen auftretenden Merkmalsverteilungen vorliegen.

Prozesse von eigentlich mutativem Charakter, durch welche ein großer Teil der Merkmale mit einem Schlage verändert werden könnte, falls sie sich gleichmäßig auf das ganze Skelett erstrecken würden, kommen da und dort als teratologische Erscheinungen vor. Es sei auch hier in erster Linie auf das wiederholt besprochene *Aulosphaera*-Skelett mit seinen nach verschiedenen Richtungen hin sich erstreckenden Ausschlägen hingewiesen (S. 599, Textfig. 175).

Bei einem Rückblick auf die Ergebnisse, zu welchen die Betrachtung der Natur der Variationen geführt hat, stellt sich zunächst heraus, daß sich die Variationen der Radiolarien nur in wenigen Fällen anstandslos in den verschiedenen Kategorien unterbringen lassen, welche in der neueren Variationslehre eine größere oder geringere Anerkennung gefunden haben. Es hängt dies zum Teil damit zusammen, daß es bei den Radiolarien nicht möglich ist, die Erblichkeitsverhältnisse festzustellen und daß infolgedessen ein wichtiges Kriterium, das Verhalten einer Variation bei der Vererbung, vielfach keine Anwendung finden kann. Zum Teil hat aber die mangelhafte Uebereinstimmung ihren Grund in dem Umstand, daß die drei Hauptgruppen der erblichen Variationen, die man neuestens ge-

wöhnlich unterscheidet, die Fluktuationen im Darwin'schen Sinne, die sprungweisen Abänderungen eines oder einiger weniger Merkmale (Partialmutationen) und die sprungweisen Umstimmungen des ganzen Habitus (Totalmutationen vom *Oenothera*-Typus), möglicherweise in ihrer letzten Wurzel, in den Abänderungen der Konstitution des Artplasmas, aufs innigste miteinander zusammenhängen, und daß für ihr Zustandekommen nicht notwendig wesentliche Unterschiede im Verhalten des Artplasmas angenommen werden müssen. Allerdings entsprechen den Fluktuationen „wahrscheinlich ebenfalls nur kleine, fluktuierende Veränderungen in der Struktur des Artplasmas. Dagegen ist es auf der anderen Seite nicht notwendig, daß den sprungweisen Abänderungen oder Mutationen immer auch größere, sprungweise, etwa kaleidoskopische Strukturveränderungen des Artplasmas zu Grunde liegen". Vielmehr könnten „sprungweisen Abänderungen des Artbildes sehr wohl fluktuierende Abweichungen des Artplasmas von sehr geringer Amplitude zu Grunde liegen" (1908, S. 362 f.). Es wird, wie schon Roux (1893, S. 426) hervorgehoben hat, eine besondere Aufgabe der Entwicklungsmechanik sein, nachzuweisen, „in welchen speciellen Fällen kleine Aenderungen des Keimplasmas auch nur kleine Aenderungen des aus ihm Entwickelten zur Folge haben, unter welchen Verhältnissen dagegen sie große Veränderungen des letzteren, wie z. B. plötzliche Vermehrung der Zahl ganzer Organe oder Organkomplexe, veranlassen können".

Bei den Radiolarien ist die entwicklungsmechanische Methode vorläufig nicht zur Anwendung gekommen, und ihre Heranziehung wird wohl auch in Zukunft mit großen Schwierigkeiten verknüpft sein. Dennoch gewähren unsere Objekte bestimmte Anhaltspunkte für eine nähere Begründung der auch von anderen Forschern, z. B. von Plate (1908, S. 317) vertretenen Annahme, daß zwischen den genannten drei Kategorien keine strengen Unterschiede bestehen[1]), und damit liefern sie auch eine Erklärung für die Thatsache, daß nicht alle in der Natur beobachteten Variationsformen sich zwanglos einer der drei Klassen einreihen lassen.

Der Grund, weshalb gerade bei den Radiolarien in diese Verhältnisse etwas tiefer eingedrungen werden kann und die physiologischen Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Typen der Variabilität deutlicher als bei vielzelligen Organismen hervortreten, liegt vor allem in dem Umstand, daß der Entwicklungsweg zwischen der nicht-differenzierten lebenden Substanz (dem Keim- oder Artplasma) und dem fertigen Gattungs- und Artbild verhältnismäßig kurz ist und daß es daher möglich ist, die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge wenigstens zu einem großen Teil in ihre Elementarprozesse aufzulösen. Als ein besonders günstiges Moment kommt dabei in Betracht, daß der ganze, komplizierte, in vieler Hinsicht noch nicht analysierbare Mechanismus der Kern- und Zellteilung, welchem in der Entwicklungsphysiologie der Vielzelligen eine beherrschende Rolle zufällt, bei den Formbildungsvorgängen der Radiolarien nur in sehr geringem Maße hereinspielt und daß die verschiedenen Elementarprozesse, auf deren Zusammenwirken die Skelettbildung beruht, besonders die Sekretions- und intracellulären Sprossungsvorgänge, relativ einfacherer Art sind, als die komplexen, ihrerseits aus zahlreichen Elementarprozessen zusammengesetzten Zell- und Kernteilungsvorgänge.

1) Auch meine, seit mehreren Jahren mit zwei Rassen des Axolotl *(Amblystoma tigrinum)* ausgeführten Kreuzungsversuche haben zu dem Ergebnis geführt, daß der Albinismus wenigstens in diesem Falle eher einen fluktuierenden, als einen ausgesprochen mutativen Charakter zeigt, was ja im übrigen bei der Auffassung, daß er im wesentlichen eine Entwicklungshemmung darstellt, nicht zu verwundern ist (Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1908).

Die Möglichkeit eines engen Zusammenhangs zwischen sprungweiser und kontinuierlicher Variabilität ergiebt sich nun daraus, daß die bei der Skelettbildung beteiligten Elementarprozesse allerdings physiologischer Natur sind, daß sie aber in ihrem Ablauf den physikalischen Gesetzen, welche für die Oberflächenspannung, die Kohäsion und Adhäsion, die Veränderungen der Aggregatzustände Giltigkeit haben, unterworfen sind. Damit hängt zusammen, daß die Elementarprozesse, welche zwischen die Veränderungen der lebenden Substanz selber und zwischen die Entfaltung des äußeren Artbildes eingeschoben sind, vielfach diskontinuierlicher Natur sind, in ähnlicher Weise, wie z. B. das Platzen einer Seifenblase oder die Ausfällung eines Salzes aus der Mutterlauge, und es folgt daraus schließlich, daß wir bei Sprüngen oder Diskontinuitäten in der Zusammensetzung des Artbildes nicht immer auf sprunghafte Abänderungen in der Konstitution der lebenden Substanz zurückzugreifen brauchen, daß vielmehr ihre Ursache häufig näher liegt, nämlich in diskontinuierlichen Verhältnissen rein physikalischer Natur, welchen die Elementarprozesse der Entwicklung unterliegen. Ein Beispiel wird dieses Verhältnis deutlicher hervortreten lassen. Es wurde früher zu zeigen versucht, daß die Struktur der Füllsubstanz, d. h. der inneren Schichten der Schalenwandungen und insbesondere der Gitterbalken und Radialstacheln, zunächst abhängig ist von der Größe, Zahl und Dichtigkeit der Tropfen, in welchen das Collenchym, d. h. die gallertige Vorstufe der Füllsubstanz, zur Abscheidung gelangt, und ferner davon, ob die Collenchymtropfen während ihres Wachstums getrennt bleiben oder vor Eintritt der Verkieselung in größerem Umfang zusammenfließen, ob also die Entwicklung der Collenchymsubstanz einen kontinuierlichen oder einen diskontinuierlichen Verlauf nimmt. Der Endeffekt, so wie er in den fertigen Strukturen zu Tage tritt, wird in beiden Fällen ein sehr verschiedener sein können — ich erinnere an die früher (S. 650) besprochenen Gegensätze zwischen gekammerten und hohlen Radialstacheln, zwischen „Radgelenken“ und einfachen Knotenpunkten —, dagegen könnte sehr wohl angenommen werden, daß in den beiden Fällen die Unterschiede in der stofflichen Zusammensetzung des Keim- oder Artplasmas und damit auch der Abscheidungsprodukte nur minimale sind. Denn es ist klar, daß schon ganz geringe quantitative oder stoffliche Differenzen der letzteren genügen können, um in dem einen Fall ein Getrenntbleiben, im anderen ein Zusammenfließen der Tröpfchen herbeizuführen. Diesem Beispiel ist zu entnehmen, daß in der That sprungweisen Abänderungen des Artbildes kontinuierliche Abweichungen des Artplasmas zu Grunde liegen könnten.

Wenn wir uns nun zum Schluß der Frage zuwenden, welchen Variationen eine Bedeutung für die Artbildung zugeschrieben werden muß, so hängt die Möglichkeit ihrer teilweisen Beantwortung davon ab, ob bei den Radiolarien „morphologisch-geographische Formenketten“ (P. und F. SARASIN, 1899; PLATE, 1907, S. 584) nachgewiesen werden können. Denn da bis jetzt keine Zuchtversuche vorliegen und da auch das paläontologische Material für das Studium der Artbildung nicht ausreichend ist, so sind wir zunächst ausschließlich auf die vergleichende Betrachtung benachbarter, zu einem Formenkreise gehöriger Lokalformen angewiesen. Stellt sich hierbei heraus, daß derartige Lokalformen nicht bloß geographisch aneinander stoßen, sondern auch in morphologischer Hinsicht kontinuierlich ineinander übergehen, daß also, wie PLATE sagt, die Reihen der räumlichen Verbreitung mit denjenigen der Gestaltsveränderungen zusammentreffen, so läßt sich für die Radiolarien

wenigstens ein Weg bezeichnen, auf welchem sich der Artbildungsprozeß mit Wahrscheinlichkeit vollzogen hat.

In der That läßt sich nun, speciell bei den Tripyleen, eine ganze Anzahl von morphologisch-geographischen Formenketten nachweisen, und zwar sehen wir innerhalb dieser Reihen bald nur ein einziges Merkmal, bald eine ganze Gruppe von solchen kontinuierlich variieren. In erster Linie kommen dabei diejenigen Charaktere in Betracht, welche in strengem Sinne des Wortes fluktuierende Abänderungen zeigen, vor allem die Größe, die Gesamtform des Körpers und die Masse des Skelettes, insbesondere die Schalendicke.

Mit Bezug auf die Größe bilden wahrscheinlich die beiden Rassen von *Aulacantha scolymantha,* die knepho- bezw. pamplanktonische Zwergrasse (var. *typica,* S. 502, Textfig. 133, 134) und die skotoplanktonische Riesenform (var. *bathybia,* Textfig. 135) eine solche Formenkette. Allerdings habe ich leider, solange mein Material noch vollständig war, versäumt, mittelst genauer Messungen der an den einzelnen Fundorten erbeuteten Exemplare den strengen Nachweis zu führen, daß die beiden Rassen hinsichtlich des Weichkörperdurchmessers kontinuierlich ineinander übergehen. Ich möchte aber auf Grund der vorliegenden Messungen vermuten, daß sich bei eingehender Untersuchung die Größenverhältnisse von *Aulacantha scolymantha* durch eine zweigipfelige Galton-Kurve werden darstellen lassen.

Eine Formenkette, deren beiden Hauptglieder sowohl durch die Größe, wie durch die Form voneinander unterschieden sind, bilden die atlantisch-indische, skotoplanktonische *Protocystis Sloggetti* (S. 525, Textfig. 149) und die bipolare, knephoplanktonische *P. Harstoni* (Textfig. 150). Die kleinsten *Sloggetti*-Exemplare kommen mit 0,2 mm Schalenhöhe den größten *Harstoni*-Exemplaren mit 0,18 mm sehr nahe, und in Bezug auf die Form bilden einige antarktische *Harstoni*-Exemplare Zwischenstufen (Syst. Teil, S. 270). Doch sind im ganzen die Uebergänge ziemlich selten, und wir haben also augenscheinlich zwei Formen vor uns, welche nahe daran sind, einen vollkommen selbständigen Charakter anzunehmen.

Hinsichtlich der Schalendicke bilden die Vertikalrassen von *Challengeron armatum* (S. 513, Textfig. 142) eine ausgeprägte Formenkette. Wie namentlich die Stufenfänge der indischen Station 229, aber auch andere Funde erkennen lassen, nimmt mit zunehmender Tiefe die Dicke der Schale kontinuierlich zu, während gleichzeitig die Zahl der Randstacheln im allgemeinen eine Abnahme erfährt. Aehnliche Verhältnisse scheint die Cyrtellariengattung *Lamprocyclas* darzubieten (Syst. Teil, S. 430).

Von besonderem Interesse sind nun ferner solche geographische Formenketten, deren einzelne Glieder durch Abänderung meristischer Charaktere entstehen. Eine mehrfach gegabelte Formenkette, auf welche ich schon bei meinen ersten Untersuchungen (1904) gestoßen bin, wird durch die Lokalformen der Großart *Aulospathis variabilis* (Taf. VII) gebildet. Da sich hier die meristischen Abänderungen auf die einzelnen Radialstacheln und zwar besonders auf deren Terminaläste erstrecken, also partieller Natur sind, und da bei den einzelnen Individuen einer Unterart die Radialstacheln in verschiedenem Grade und nach verschiedenen Richtungen hin variieren, so ist hier der Uebergang von Individuum zu Individuum, von Unterart zu Unterart trotz des meristischen Charakters der Abänderung ein ganz kontinuierlicher, und theoretisch wäre es daher möglich, mit Hilfe vieler Einzelkurven, welche die Zahlenverhältnisse der ver-

schiedenen Individuen je eines Fundortes zum Ausdruck bringen, eine abgeleitete Kurve zu konstruieren, welche die Uebergänge zwischen den einzelnen Unterarten graphisch veranschaulicht [1]). Eine besondere Komplikation erfahren in Wirklichkeit die Verhältnisse deshalb, weil bei *Aulospathis variabilis* außer den Terminalästen auch die Lateraläste ihrer Zahl und Anordnung nach beträchtliche Schwankungen aufweisen. Berücksichtigt man aber in erster Linie die Zahl der Terminaläste, so bildet die trioceanische *Aulospathis variabilis triodon* (Taf. VII, Fig. 78) eine Art Mittelpunkt, an welchem sich in den eigentlichen Tropen die Varianten *tetrodon* (Fig. 77) mit 4 und *aulodendroides* (Fig. 76) mit bis zu 9 Terminalästen angliedern, während in den kühleren Meeresgebieten, insbesondere im Benguelastrom, alle Uebergänge zur zweiästigen, antarktischen Variante *diodon* (Fig. 79) nachzuweisen sind. Gleichzeitig sehen wir aber, wie im Benguelastrom, in dessen tieferen Schichten (*Aulospathis*-Stufe der Tuscarorenschicht, 1000—1500 m) der Uebergang zwischen den Varietäten *triodon* und *diodon* sich vollzieht, auch eine Abzweigung in vertikaler Richtung, nach oben zu stattfindet, insofern gerade hier zahlreiche Zwischenformen zwischen *triodon* und *diodon* einerseits und der in höheren Schichten (*Pandora*-Stufe der Tuscarorenschicht, 400—1000 m) lebenden Unterart *monodon* (Fig. 80) gefunden werden. Schließlich ist zu erwähnen, daß in zwei zu beiden Seiten des Aequators gelegenen (subtropischen) Zonen die durch blasig aufgetriebene Stachelenden charakterisierten Varianten *bifurca* und *trifurca* (Fig. 72—75) sich von der Grundreihe *aulodendroides-tetrodon-triodon-diodon* abzugliedern und zu emancipieren bestrebt sind. Ob diese beiden Varianten andere Tiefenhorizonte bewohnen, als die Formen der Grundreihe, konnte nicht festgestellt werden. Die außerordentliche Dicke der Stachelwandung, durch welche einzelne Exemplare dieser Varietäten ausgezeichnet sind, würde auf ein Vorkommen in besonders großen Tiefen hinweisen.

Ebenso wie die meristischen Abänderungen partieller Natur zur Entstehung von morphologisch-geographischen Formenketten führen können, so gilt dies auch für die meristischen Schwankungen in der Stachelzahl und damit im strahligen Bau des Gesamtkörpers. So sind z. B. die beiden geographischen Unterarten von *Tuscaretta globosa,* die atlantische und die antarktische, in erster Linie durch die verschiedene Stachelzahl, daneben auch durch Schalenform und Schalendicke, charakterisiert, und auch bei *Tuscaretta tubulosa* spielt die Stachelzahl bei der Differenzierung der einzelnen Unterarten eine gewisse Rolle.

Schon bei mehreren der bisher besprochenen Formenketten handelt es sich nicht bloß um die allmähliche Abänderung eines einzigen, sondern um das gleichzeitige Variieren mehrerer Merkmale. Letztere Erscheinung tritt besonders schön bei der kosmopolitischen Großart *Auloceros arborescens* hervor, bei welcher fast alle äußeren Merkmale variabel sind, so die Zahl, die Verzweigungsweise und die Richtung der Terminaläste, der Ausbildungsgrad der Spathillen, die Größe und Beschaffenheit des Weichkörpers, die Zahl und Lage der Centralkapseln u. s. w. Da zwischen den meisten Merkmalen nur eine geringe Korrelation besteht, so zeigen die an den nämlichen Fundorten erbeuteten Individuen ein sehr wechselndes Aussehen, und es scheint zunächst fast unmöglich zu sein, eine systematische Gliederung unserer Großart vorzunehmen. Doch heben sich immerhin einige geographische Unterarten gewissermaßen als „Kerne“ aus dem Chaos

1) Die Herstellung einer solchen abgeleiteten Kurve war mir nicht möglich, da gerade bei *Aulospathis* sehr zahlreiche Exemplare unvollständig waren, und zum Teil auch deshalb, weil bereits ein Teil des Materials geschnitten war, als ich an diese Verhältnisse näher herantrat.

von Formen hervor, so daß auch hier von Formenketten gesprochen werden kann (vergl. die Tafelerklärung zu Taf. III). Aehnliches gilt für *Aulokleptes ramosus, Aulosphaera bisternaria, Castanidium variabile* und manche andere unter den häufigeren, mehr oder weniger kosmopolitischen Tripyleen.

Alles in allem ergiebt sich, daß sowohl die eigentlich fluktuierenden (streng kontinuierlichen), als auch die meristischen Variationen bei der Bildung von morphologisch-geographischen Formenketten beteiligt sind, und daß wir also allen diesen Typen der Variabilität eine Bedeutung für die Artbildung zuzuschreiben haben. Jedenfalls findet die Annahme, daß die Glieder der hier aufgezählten Formenketten mutativ entstandene, selbständig nebeneinander fortlaufende und durch strenge Erblichkeit charakterisierte Elementararten vom *Oenothera*-Typus darstellen, in den Beobachtungen keine Stütze, und sie ist mindestens bei einigen Beispielen, so bei den Vertikalrassen von *Challengeron armatum*, bei den Unterarten von *Aulospathis variabilis*, direkt auszuschließen, da hier die Artbildung im wesentlichen auf dem Variieren eines einzigen Merkmales beruht und die Reihen nirgends eine Unterbrechung zeigen.

Da nun ferner mehrere der vorgeführten Beispiele die einzelnen Stufen der Artabtrennung in deutlichster Weise erkennen lassen — so zeigt z. B. *Aulospathis variabilis bifurca* die beginnende Emancipation von der Grundform, *Protocystis Harstoni* und *Sloggetti* lassen eine bereits sehr weit vorgeschrittene Durchteilung der Art hervortreten —, so scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß die morphologisch-geographischen Formenketten der Tripyleen in ähnlicher Weise, wie dies von den Vettern Sarasin für die Landschnecken von Celebes und von Plate für die *Cerion*-Arten der Bahamas dargestellt wurde, den Artbildungsprozeß in seinen verschiedenen Etappen örtlich nebeneinander, also gleichzeitig vor Augen führen (vergl. auch Weismann, 1904, Bd. II, S. 254).

Es wird im Schlußabschnitt nochmals darauf hinzuweisen sein, daß bei den Tripyleen die Wirkung der Isolation, welche in den Formenketten der Landtiere in mehr oder weniger deutlicher Weise systematisch verwertbare Einschnitte hervorzurufen pflegt, in Wegfall kommt. Aber auch sonst sind unsere Formenketten von denjenigen der Landschnecken und anderer Landtiere[1]) unterschieden, vor allem dadurch, daß sich wenigstens in vielen Fällen die Abänderungen als zweckmäßig, die einzelnen Stufen der Variation demnach als Anpassungsstufen darstellen (siehe Abschnitt I und II) und daß wir daher die Annahme machen müssen, daß die Entstehung dieser Formenketten und überhaupt der Artbildungsprozeß der Tripyleen in hohem Maße von der Selektion beherrscht wird (vergl. Weismann, l. c. S. 252).

Es bleibt zum Schluß noch die Frage zur Beantwortung übrig, inwieweit bei den Radiolarien auch die anderen Typen der Variabilität für die Artbildung eine Bedeutung haben.

Wie früher auseinandergesetzt wurde, dürfen wohl die stachellosen Varianten vieler Tripyleenformen als retrogressive Mutationen angesehen werden. Ich erinnere z. B. an das Verhältnis der stachellosen *Protocystis*-Arten *tridens* und *acornis* (Taf. XLIX, Fig. 385 und 382) zu der einstacheligen *P. Swirei* (Fig. 384) und der zweistacheligen *P. bicornis* (Fig. 387). Ob nun

1) Namentlich auf ornithologischem Gebiete sind neuerdings einige sehr instruktive Formenketten bekannt geworden.

eine Entstehung solcher stachelloser Formen jederzeit stattfinden kann, oder ob sie nur unter gewissen Umständen vor sich geht, mag nicht weiter erörtert werden, jedenfalls dürfte aber mit der Möglichkeit zu rechnen sein, daß in diesem und in einigen ähnlichen Fällen unter geeigneten Bedingungen eine artliche Abzweigung und Selbständigmachung der stachellosen Defektrassen stattfinden könnte.

Bei dem eben erwähnten Beispiel handelt es sich um stachellose Formen, welche trotz ihres möglicherweise mutativen Charakters nicht ganz unvermittelt dastehen, sondern nur das äußerste Endglied einer Reihe bilden, in welcher offenbar eine successive Reduktion der Stachelzahl stattgefunden hat. Es fragt sich nun, ob wohl bei den Tripyleen auch solche mutative Prozesse, durch welche wirklich Neues, Unvermitteltes geschaffen wird, zur Entstehung selbständiger Arten führen können. Schon die stachellose Variante von *Cannosphaera antarctica* (Taf. XIV, Fig. 143), welche gegenüber der vollstacheligen Form nicht bloß in morphologischer, sondern sicher auch in hydrostatischer und ernährungsphysiologischer Hinsicht eine Abweichung darstellt, legt diese Frage nahe, und spätere Untersuchungen über die horizontale und vertikale Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Variante werden sicher Material zu ihrer Beantwortung beibringen können.

Im allgemeinen werden allerdings Partialmutationen, also sprungweise Abänderungen einzelner Teile des Radiolarien-Organismus, nicht im stande sein, lebenskräftige Rassen oder Arten zu schaffen. Setzen wir z. B. den Fall, in einem *Aulosphaera*-Skelett seien auf Grund eines progressiven (?degressiven) Prozesses sämtliche „Radgelenke“ in einfache Knotenpunkte vom Castanellidentypus umgewandelt (S. 599, Textfig. 175), so würde damit offenbar noch kein harmonisches Gebilde entstehen können. Denn die vergleichende Betrachtung lehrt, daß sämtliche Castanelliden (vergl. S. 519, Textfig. 146; S. 613, Textfig. 183) sich von den Aulosphäriden nicht bloß durch die Beschaffenheit der Knotenpunkte, sondern regelmäßig auch durch zahlreiche andere Merkmale unterscheiden, so durch die stärkere Abrundung der in den Knotenpunkten zusammenstoßenden Winkel, durch ein anderes Verhältnis zwischen Balkenbreite und Porenweite, durch eine weniger regelmäßige Anordnung der Knotenpunkte und durch Ausfüllung der Balkenhohlräume mit sekundärer Kieselsubstanz. Diese Merkmale verdanken ihre ontogenetische Entstehung mindestens zum Teil selbständigen Elementarprozessen (S. 629), sie stehen also nicht in einer apriorischen, ontogenetischen Abhängigkeit voneinander (z. B. ist die Abscheidung der sekundären Kieselsubstanz ein von der Anordnung der Knotenpunkte durchaus unabhängiger Prozeß). Wenn nun trotzdem eine regelmäßige Kombination dieser nur zum Teil in Korrelation stehenden Merkmale besteht, so weist dies darauf hin, daß, falls den Castanelliden und Aulosphäriden thatsächlich eine gemeinsame phylogenetische Wurzel zuzuschreiben ist, der Uebergang von einer Gruppe zur anderen nicht auf Grund einer sprungweisen Abänderung eines Merkmals vor sich gegangen sein kann und daß dann die anderen Merkmale gewissermaßen mitgerissen worden sind, sondern daß sowohl die Castanelliden- wie die Aulosphäridenschalen, wie WEISMANN (1904, Bd. II, S. 258) sagt, Variationskomplexe darstellen, deren Entstehung wir uns als eine allmähliche, durch selektive Prozesse verschiedener Art beeinflußte zu denken haben. Wir kommen also auch auf diesem Wege zu der Anschauung zurück, daß bei den Radiolarien die fluktuierenden und meristischen Abänderungen die wesentliche Grundlage für die Artbildung bilden müssen.

Fortpflanzungsgeschichte.

Die Frage nach der Entstehung der Arten wird im Schlußwort, welches von dem Formenreichtum handelt, nochmals von anderen Gesichtspunkten aus in Angriff genommen werden. Hier soll den Kapiteln über Vererbung und Variation zunächst die Besprechung der Fortpflanzungsgeschichte angereiht werden, eine Zusammenstellung, die heutzutage keiner Rechtfertigung mehr bedarf.

Bezüglich der Fortpflanzungsgeschichte der Radiolarien sind wir in erster Linie auf die grundlegenden, aber untersuchungstechnisch bereits veralteten Arbeiten von R. Hertwig und Brandt über die Fortpflanzung der Collodarien und Polycytharien und auf die schönen Beobachtungen von Karawajew und namentlich von Borgert über die mitotische Zweiteilung von *Aulacantha scolymantha* angewiesen. Die Veröffentlichung weiterer, auf die amitotische Teilung und die Schwärmerbildung von *Aulacantha* bezüglicher Beobachtungen ist von seiten Borgert's angekündigt, und außerdem stehen, soviel mir bekannt ist, von zwei Seiten her ausführliche Bearbeitungen der Acantharien-Entwicklung in Aussicht.

Ich selbst bin, trotz des reichlichen und teilweise vorzüglich konservierten Materials, leider nicht in der Lage, für eine einzelne Tripyleengruppe eine vollständige Entwicklungsgeschichte zu liefern. Doch konnte ich eine ganze Reihe von Einzelfunden machen, von welchen einige auch für die allgemeine Fortpflanzungsgeschichte von Interesse sein dürften, und außerdem gelang es mir, dank einigen besonders glücklichen Zufallsfunden, bei einer Collodarie *(Oroscena regalis)* eine größere Strecke aus dem Fortpflanzungscyklus eingehender zu untersuchen. Meine Schüler, H. Mast, hat außerdem bei den Astrosphäriden der „Valdivia"-Ausbeute eine größere Anzahl bemerkenswerter Bilder gefunden, über welche er demnächst berichten wird.

Alles in allem ist es also bis jetzt noch nicht gelungen, auch nur für eine Form den schon auf Grund der Brandt'schen Untersuchungen sicher zu erwartenden Nachweis zu führen, daß die Fortpflanzungsgeschichte sich im allgemeinen als ein regelmäßiger Generationswechsel, ähnlich demjenigen anderer Protozoen, abspielt (vergl. auch Lang, 1901, S. 212), und so ist auch der Zeitpunkt noch nicht gekommen, um eine allgemeine Fortpflanzungsgeschichte der Radiolarien zusammenzustellen. Ich werde mich daher im folgenden darauf zu beschränken haben, dasjenige vorzuführen, was ich über die Centralkapsel, den Kern und die Kernteilungsvorgänge der Radiolarien zu ermitteln im stande war, und im Zusammenhang damit einige Einzelbefunde hervorzuheben, welche sich auf bestimmte Etappen des Fortpflanzungscyklus beziehen.

Wie bei den „vegetativen" Lebensprozessen im engeren Sinne des Wortes, so fällt der Centralkapsel der Radiolarien auch bei den Fortpflanzungsvorgängen eine bedeutsame Rolle zu: sie schließt den Kern im ruhenden Zustand und während der Teilung gegen die in der Extrasarkode sich abspielenden gröberen motorischen und ernährungsphysiologischen Prozesse ab; sie bildet, wenigstens bei bestimmten Teilungsvorgängen der Tripyleen, auch noch für die neugebildeten Tochterkerne für längere Zeit eine schützende Einfriedigung; ferner kann sie in Gestalt einer cystenartigen Embryonalhülle den Tochter-Individuen nach dem Verlassen der Mutterschale als provisorisches Schutzorgan dienen *(Challengeria, Planktonetta)*, und endlich

funktioniert sie bei den Spumellarien als Behälter für die Sporenmutterzellen und Sporennester bis zur Ausstreuung der reifen Schwärmer.

Diese vielseitige Aufgabe, welche der Centralkapsel bei der Fortpflanzung zufällt, sowie die bei den Tripyleen verbreitete Erscheinung, daß die Teilung der Centralkapsel zeitlich und in morphologisch-physiologischer Hinsicht viel engere Beziehungen zur Teilung des Kernes als zu derjenigen des Gesamtkörpers zeigt, lassen eine kurze Besprechung der Centralkapsel an dieser Stelle angebracht erscheinen. Ich werde mich dabei im wesentlichen auf die Aufzählung derjenigen Punkte beschränken, in welchen ich über die Ergebnisse meiner Vorgänger hinausgehen konnten.

Bau und Teilung der Centralkapsel.

Centralkapsel der Tripyleen. Die doppelte Natur der Centralkapselmembran, welche in der Regel unter den für die Tripyleen-Centralkapsel charakteristischen Merkmalen aufgezählt zu werden pflegt (vergl. Syst. Teil, S. 2), konnte nicht bei allen Gruppen mit Bestimmtheit nachgewiesen werden. So fand ich z. B. bei den Cölodendriden auf Schnittpräparaten stets nur eine einfache Membran. Dagegen tritt die zweischichtige Struktur besonders deutlich bei einigen specialisierten Vorkommnissen hervor, so bei der Centralkapsel der größeren Medusettiden, bei welchen wahrscheinlich, wie schon FOWLER angegeben hat, das „Diaphragma" als eine lokale Verdichtung der äußeren Hülle (Ectocapsa) anzusehen ist (Taf. LVIII, Fig. 456), und bei der Embryonalhülle von *Challengeria* (S. 621, Textfig. 195, sowie Taf. LII, Fig. 430).

Was das andere, als charakteristisch angesehene Merkmal der Tripyleen-Centralkapsel, die Zahl der Oeffnungen, anbelangt, so konnte ich die Beobachtungen R. HERTWIG's, HAECKEL's und BORGERT's nach verschiedenen Richtungen hin ergänzen. Nachdem der Erstgenannte die Zweizahl der Parapylen oder Nebenöffnungen bei *Aulacantha*, *Aulosphaera* und *Coelodendrum*, HAECKEL dasselbe für die Conchariden und BORGERT (1891, 1905) für *Castanidium* und eine Tuscaroride nachgewiesen hatte, konnte ich bei einer Circoporide (Taf. XXXIII, Fig. 255), bei einer größeren Anzahl von Tuscaroriden (Taf. XXXIII, Fig. 253 u. a.) und bei einer Challengeride (*Challengeria Naresi*, Taf. LII, Fig. 429), die nämliche Zahl feststellen. Da in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur eine Astropyle oder Hauptöffnung vorhanden ist, so darf in der That die tripylee Beschaffenheit der Centralkapsel als ein charakteristisches, wenn auch nicht ausnahmslos vorkommendes Merkmal unserer Radiolarien-Gruppe angesehen werden (vergl. Syst. Teil, S. 2).

Keine Parapylen wurden bisher bei den Astracanthiden, Cannosphäriden, Porospathiden und bei der von BORGERT aufgestellten Familie der Atlanticelliden beobachtet. Bei den offenbar als Jugendzustände zu deutenden Phäocollen (Taf. XLII, Fig. 302) war ihre Lage bei älteren Centralkapseln durch alveolenfreie Plasmahöfe angedeutet, bei den „isolierten Centralkapseln" (Syst. Teil, S. 461, Textfig. 94) tragen die Parapylen einen unfertigen Charakter. Endlich konnte bei den großen Medusettiden (Planktonetten, Nationaletten) der Nachweis geführt werden, daß die von FOWLER beschriebenen „communicating tubes", welche die Centralkapsel mit dem Diaphragma verbinden (Taf. LVII, Fig. 455; Taf. LVIII, Fig. 456), nichts anderes als eine Proliferation der Parapylen darstellen.

Die Astropylen treten in der nicht in Teilung befindlichen Centralkapsel fast überall in der Einzahl auf. Bei *Challengeria Naresi* fand ich aber regelmäßig zwei Astropylen (Taf. LII, Fig. 429, 430), womit ein Uebergang gebildet wird zu den Planktonetten und Nationaletten, bei welchen die „laminated projections" (suspensory processes) Fowler's als proliferierte Astropylen nachgewiesen werden konnten.

Bezüglich des Baues und der Funktion der Oeffnungen kann ich den Angaben von R. Hertwig (1879), Borgert (1891, 1900) und Karawajew (1895) nur wenig Neues hinzufügen. An den Parapylen fand ich bei allen Tripyleen, bei denen sie überhaupt beobachtet wurden, und namentlich sehr deutlich bei den Tuscaroriden den von den genannten Forschern beschriebenen Aufbau (Textfig. 206), nämlich den durch eine ringförmige Verdickung der Centralkapselmembran gebildeten Oeffnungshals *(öh)*, den halbkugeligen oder scheibenförmigen Bulbus *(b)* und den in seiner Mantelschicht fein gestreiften Oeffnungskegel *(ök)*, welcher sich in ein Rohr, die Paraboscis Borgert's, verlängert. Dieses Rohr ist speciell bei den Tuscaroriden, wie dies auch Borgert (1905, Fig. A) angedeutet hat, sehr stark verlängert und ziemlich nahe über der Centralkapselmembran unter rechtem Winkel abgebogen (Taf. XXIV, Fig. 183; Taf. XXXII, Fig. 240). Die beiden Kamine *(ka)*, wie ich in solchen Fällen die dem eigentlichen Oeffnungskegel aufgesetzten rohrförmigen Gebilde nennen möchte, sind regelmäßig voneinander abgekehrt und liegen in der die drei Centralkapselöffnungen verbindenden Medianebene. Angesichts dieser konstanten Anordnung kann kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich wirklich um relativ starre Organellen handelt und nicht etwa, wie von einzelnen, durch die Konservierung verquollenen Objekten vorgetäuscht wird, um eine Reihe austretender Flüssigkeitstropfen. Die unter den Parapylen gelagerte alveolenfreie Plasmainsel, der Parapylenhof *(ph)*, zeigt, wie auch von Borgert (1900) angegeben wird, häufig eine deutliche Radiärstreifung (Textfig. 208).

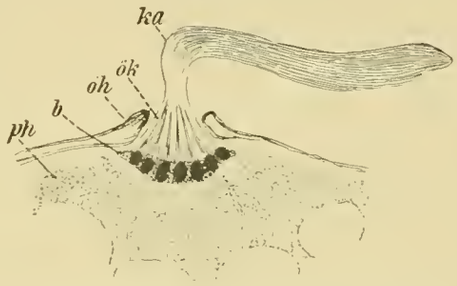


Fig. 206. Parapyle von *Tuscaretta passercula*. *Ka* Kamin, *ok* Oeffnungskegel. *öh* Oeffnungshof, *b* Bulbus, *ph* Parapylenhof.

Von weiteren Einzelheiten, welche vielleicht für die Kenntnis der Parapylen einige Bedeutung haben, sei noch folgendes erwähnt:

Der Oeffnungshals stellte sich bei den beiden Parapylen eines Exemplars von *Aulatractus fusiformis* als ein besonders breiter Kragen dar, welcher eine deutliche Kontinuität mit der (? doppelten) Centralkapselmembran erkennen ließ (Textfig. 209, 210c).

Der scheibenförmige Bulbus zeigte bei *Tuscaretta passercula* in seinen Randpartien einen Kranz von dunklen (zum Teil scheinbar vakuolisierten) Tröpfchen, welche sich nach außen in einige besonders starke Mantelfasern des Oeffnungskegels fortsetzen (Textfig. 206, 207). Während bei einem Exemplar von *Aulatractus* (Textfig. 208) und ebenso bei der einen Parapyle eines anderen Exemplars (Textfig. 209) der Bulbus sich als eine homogen gefärbte, napf- oder kuchenförmige Masse darstellte, machte er bei der Schwester-Parapyle der letzteren den Eindruck eines Hohlringes, durch dessen Oeffnung die streifig erscheinende Intrasarkode lavaartig durchgebrochen war (Kunstprodukt? Textfig. 210a—c).

Der Oeffnungskegel erschien bei einem jugendlichen Exemplar von *Aulatractus* deutlich als ein schlauch- oder strumpfartiges Gebilde, welches dem Oeffnungshalse an seiner Außenseite aufgesetzt war (Textfig. 208; auch in 210b und c zu sehen).

Das Kamin konnte in keinem Falle als ein hohles Gebilde mit Sicherheit erkannt werden, doch fand sich einmal bei *Tuscaretta* in seinem Anfangsabschnitt eine färbbare Masse, welche den Eindruck eines den Hohlraum des Rohres ausfüllenden, durch die Konservierung geschrumpften Sekretpfropfens machte (Textfig. 207).

Fig. 207.

Fig. 208.

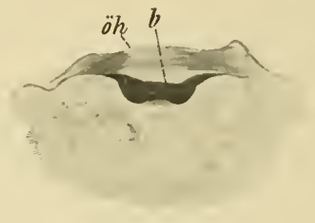


Fig. 209.

Fig. 207. Schräger Tangentialschnitt durch eine Parapyle von *Tuscaretta passercula*.
Fig. 208. Parapyle von *Aulatractus*.
Fig. 209. Parapyle von *Aulatractus*, angeschnitten. *öh* Oeffnungshals, *b* Bulbus.

So wenig nun auch alle Strukturverhältnisse der Parapylen vollständig aufgeklärt werden konnten [1]), so dürfte doch feststehen, daß sie wirklich „Oeffnungen" der Centralkapsel darstellen, daß sie aber bei der Nahrungsaufnahme unbeteiligt, also nicht als Ingestionsöffnungen zu betrachen sind. Dagegen spricht schon ihre vom Phäodium abgewandte Lage, vor allem aber auch der Umstand, daß bei einigen Formen, z. B. bei den Tuscaroren (vergl.

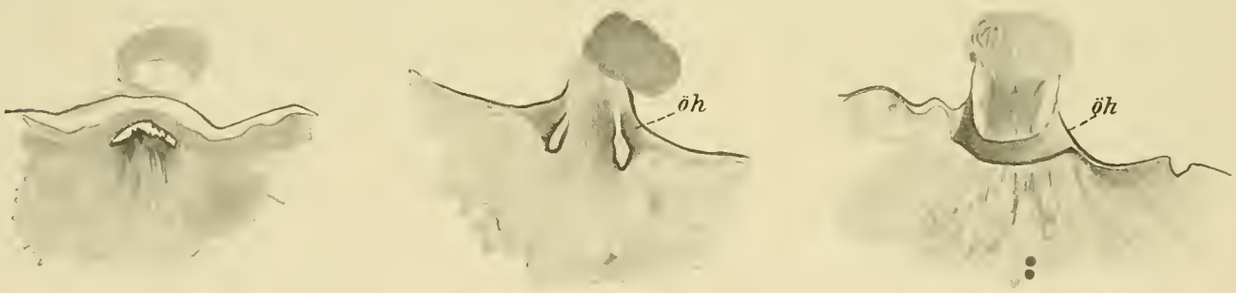


Fig. 210a—c. Drei Schnitte durch eine Parapyle von *Aulatractus* (Schwesterparapyle zu Fig. 209).

den allerdings geschrumpften Längsschnitt Taf. XXIII, Fig. 182), die Parapylenseite regelmäßig der Schalenwandung dicht angeschmiegt ist, so daß eine nähere Berührung der Parapylen mit Nahrungskörpern ausgeschlossen erscheint. Dagegen liegt es nahe, daran zu denken, daß sie Egestionsöffnungen sind, durch welche nicht bloß gasförmige Stoffwechselprodukte, sondern vor allem auch die hydrostatischen Zwecken dienende Alveolenflüssigkeit (S. 511) abgeschieden werden kann. In den Fällen, wo der Bulbus eine linsen- oder scheibenförmige Gestalt und eine

1) So blieb unentschieden, ob die Basis des Bulbus wirklich immer, wie BORGERT (1900, S. 255) angiebt, von einer oder von mehreren porenartigen Oeffnungen durchbrochen ist, ob das Kamin wirklich hohl oder von einem Fortsatz der Intrasarkode durchsetzt ist u. s. w.

anscheinend kompakte Beschaffenheit besitzt, wie z. B. bei den Tuscaroriden, würde man ihn vielleicht als einen eigentlichen Exkretions- oder Filtrierapparat bezeichnen dürfen.

Was die Astropylen anbelangt, so ergab eine Untersuchung der lebenden *Aulacantha* mittelst Methylenblaufärbung, daß das Operculum oder der strahlige Deckel der Hauptöffnung sich im Gegensatz zu der übrigen Centralkapselwandung hellblau färbt. Offenbar stellt also das Operculum eine für flüssige Substanzen durchlässige osmotische Membran dar, während die Strahlen, wie auf Schnitten zu ersehen ist, lamellenartige, durch undifferenzierte Plasmapartien oder auch durch Gallertstreifen getrennte Differenzierungen der Intrasarkode sind [1]) und wahrscheinlich als Versteifungseinrichtungen, vielleicht auch als Leitbahnen für den eintretenden Nahrungsstrom dienen. Speciell bei der Centralkapsel eines *Aulatractus*-Exemplars, welches, wie der in

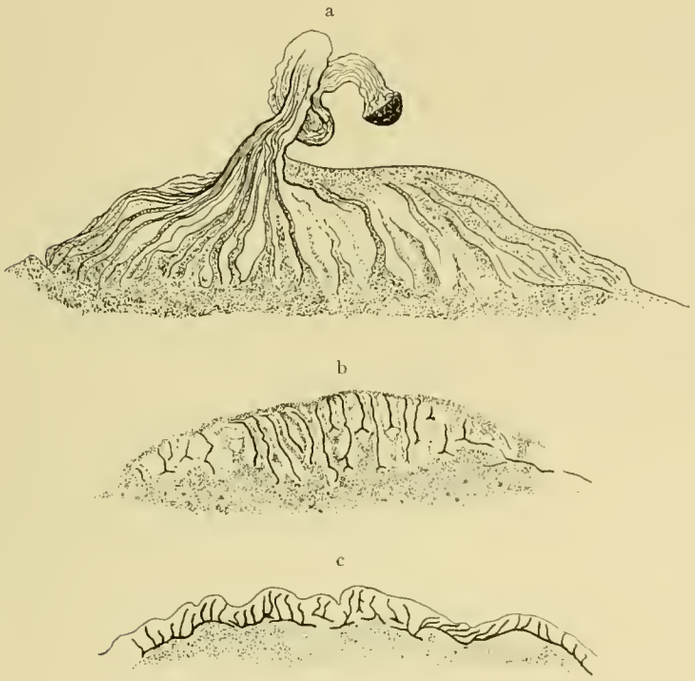


Fig. 211 a—c.

Fig. 212.

Fig. 211 a—c. Drei Schnitte durch die Astropyle eines jungen *Aulatractus*.

Fig. 212. Schnitt durch die Proboscis von *Tuscaretta passercula*.

Telophase befindliche Kern zeigte, noch jugendlichen Charakter hatte, waren die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lamellen teilweise noch vollständig mit feinkörniger Sarkode angefüllt, zum Teil war aber die Sarkode großenteils schon durch eine ungefärbte, wahrscheinlich gallertige Substanz verdrängt, welche zunächst in der unmittelbaren Nachbarschaft der Lamellen selber zur Ausbildung gelangt, nach und nach aber die Zwischenräume zwischen den Lamellen vollständig einnimmt (Textfig. 211 a—b, vergl. 212). Hinsichtlich der Verbindung der äußeren Kanten der Lamellen mit der Centralkapselmembran bin ich bei keinem Objekte zu vollständiger Klarheit gelangt. Die inneren Kanten sind bei den Tuscaroren verdickt und zeigen dementsprechend im Durchschnitte knopfförmige Anschwellungen (Textfig. 212; Taf. XXIV, Fig. 183), bei *Aulatractus* dagegen sind sie in einiger Entfernung von der Proboscis in zwei Flügel gespalten, so daß jede

1) Karawajew hat zuerst festgestellt, daß die Streifen des Operculums den Charakter von Lamellen haben.

einzelne Lamelle einem Postament aufzusitzen scheint (Textfig. 211 b). Gegen den Rand des Operculums zu verschmelzen diese Postamente zu einem velumartigen Ringsaum (Textfig. 211 c).

Die Proboscis erwies sich in einzelnen Fällen mit Sicherheit als ein eigentliches Rohr, in dessen basale Partien sich die centralen Enden einzelner Radiärlamellen in Form von feinsten Leisten oder Falten fortsetzen, so bei *Tuscaretta passercula* (Textfig. 212) und *Aulatractus* (Textfig. 211 a). Im Gegensatz zu dem strahligen Deckel der Astropyle dürfte die Proboscis schwerlich als eine Ingestionsöffnung aufzufassen sein, vielmehr möchte ich vermuten, daß sie eine ähnliche Funktion wie die Oeffnungskegel und Kamine der Parapylen besitzt, also bei den exkretorischen Vorgängen beteiligt ist. Bei den mit zahlreichen Parapylen ausgestatteten Planktonetten und Nationaletten scheinen die Astropylen keine Proboscis zu besitzen (Taf. LVII, Fig. 455; Taf. LVIII, Fig. 456; Taf. LIX, Fig. 459).

Vor der Teilung der Centralkapsel wird, wie schon BORGERT gezeigt hat, die Zahl der Parapylen durch Neubildung auf vier erhöht, so daß jede Tochterkapsel wiederum zwei erhält. Die Astropylen der Tochterkapseln werden bei den Zweiteilungsprozessen von *Aulosphaera* und *Aulacantha* durch Teilung der Astropyle der Mutterkapsel gebildet [R. HERTWIG [1]), BORGERT], und ähnliche Verhältnisse fand ich auch bei mehrkapseligen Aulacanthiden vor. So hatten bei einem Exemplar von *Aulokleptes ramosus,* welches 4 Centralkapseln, darunter 2 zweikernige besaß, die Astropylen der letzteren eine hantel- oder biskuitförmige Gestalt angenommen und sich dabei so ausgestreckt, daß sie an der einen Seite der ellipsoidischen Centralkapsel einen großen Teil des Umfanges bedeckten. Die Zahl der Parapylen war bei diesen Kapseln bereits auf vier erhöht worden.

Zahl und Vermehrung der Centralkapseln der Tripyleen.

Zahl der Centralkapseln. Bei den meisten Tripyleen ist außerhalb der Teilungsperioden nur eine Centralkapsel vorhanden (monocystine Formen). Indessen konnte an der Hand des „Valdivia"-Materials der Nachweis geführt werden, daß die Angehörigen einer Anzahl von Gruppen normalerweise mit zwei Centralkapseln ausgestattet sind (dicystine Formen). Es sind dies mehrere Aulacanthiden aus den Gattungen *Aulographis* (S. 556, Textfig. 154, 2), *Auloceros* (Taf. III) und *Aulokleptes* (Taf. IV, Fig. 37), sodann die Astracanthiden (Taf. LXXII, Fig. 530) und Tuscaroriden (Taf. XXII ff.), sowie *Phaeocolla valdiviae* (Taf. XLII, Fig. 302), welche indessen wahrscheinlich nur den skelettlosen Jugendzustand einer dicystinen Aulacanthidenart darstellt. Während in der Regel näher verwandte Formen die gleiche Anzahl von Centralkapseln besitzen und insbesondere die zahlreichen Arten der Tuscaroriden durchweg als dicystin nachgewiesen werden konnten, schwankt die Zahl der Kapseln innerhalb der Großart *Auloceros arborescens,* indem einige Unterarten monocystin, andere dicystin sind.

Durchschnürung der Centralkapsel. Die Vermehrung der Centralkapseln erfolgt auf Grund eines Durchschnürungsprozesses, welcher von einem die Astropyle schneidenden Aequator ausgeht (Näheres bei BORGERT, 1900, S. 238). Bemerkenswert ist nun vor allem, daß

1) Vergl. R. HERTWIG, 1879, Taf. X, Fig. 2 (kopiert im Syst. Teil, S. 109, Textfig. 15).

der Zeitpunkt der Kapselteilung ein verschiedener sein kann, so daß man einen *Aulacantha*- und einen *Aulosphaera*-Typus unterscheiden kann: bei *Aulacantha scolymantha* nimmt die an der aboralen (parapylären) Seite beginnende Durchschnürung bereits ihren Anfang, wenn die Tochterkernplatten, d. h. die sich rekonstruierenden Tochterkerne das Maximum ihres Abstandes erreicht haben und, unter Zurückkrümmung ihrer Ränder, die für diese Phase charakteristische schüsselförmige Gestalt anzunehmen beginnen (Borgert), dagegen erfolgt bei vielen anderen Formen die Kapselteilung erst, nachdem die Kerne in das „Ruhestadium" eingetreten sind und sich, unter Freilassung einer plasmatischen Zwischenschicht, gegenseitig stark genähert und an ihrer Medianseite mehr oder weniger abgeplattet haben, also in dem schon von früheren Autoren (R. Hertwig, Haeckel) bei verschiedenen Formen beobachteten zweikernigen Stadium (vergl. R. Hertwig, 1879, Taf. X, Fig. 2, kopiert im Syst. Teil, S. 109, Textfig. 15). Der Vorgang der Durchschnürung wurde allerdings in diesem Stadium niemals in allen seinen Phasen beobachtet, doch steht es außer Zweifel, daß auf das zweikernige Stadium thatsächlich immer eine Zweiteilung der Kapsel erfolgt, und daß nicht etwa Kopulationszustände in Betracht kommen (vergl. auch R. Hertwig, 1879, S. 100). Darauf weist in erster Linie eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen mehrkapseligen Stadien hin: so findet man z. B. nebeneinander vierkapselige Stadien mit lauter einkernigen Kapseln, solche mit zwei einkernigen und zwei zweikernigen Kapseln (Textfig. 213) und endlich sechskapselige mit ausschließlich einkernigen Kapseln. Es kann danach kein Zweifel darüber bestehen, daß die letzteren dadurch zu stande kommen, daß im Vierkapselstadium zunächst zwei Kapseln ihre Kerne verdoppeln und dann in zwei Tochterkapseln zerfallen. Auch zeigen, wie bereits erwähnt wurde, speciell im vierkapselig-sechskernigen Zwischenstadium die zweikernigen Kapseln eine Vermehrung der Oeffnungen, nämlich 4 Parapylen und eine hantelförmig eingeschnürte Astropyle, ebenfalls ein deutlicher Hinweis darauf, daß das doppelkernige Stadium mit der Zweiteilung der Kapsel zusammenhängt.

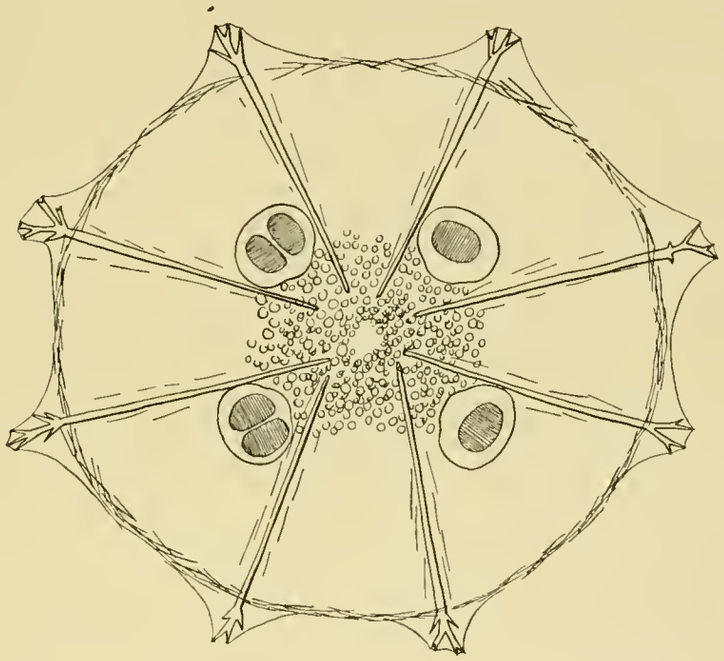


Fig. 213. *Aulokleptes ramosus*. Uebergang vom 4- zum 6-Kapsel-Stadium.

Teilung der Centralkapsel bei monocystinen Tripyleen. Die Teilung der Centralkapsel bei einer monocystinen Form, bei *Aulacantha scolymantha*, ist von Borgert (1900) sehr genau beschrieben worden. Hier beginnt, wie erwähnt, die Durchschnürung bereits in den späteren Telophasen, also vor erfolgter Rekonstruktion der Tochterkerne. Daneben kommen allerdings, wie schon Hertwig angegeben hat, auch bei *Aulacantha* einkapselig-zweikernige Stadien vor, welche aber offenbar einem anderen Abschnitt des Entwicklungscyklus angehören (? direkte

Kernteilung BORGERT's). Bei den beschalten Monocystinen wurden sowohl einkapselig-zweikernige, wie zweikapselige Stadien beobachtet, dagegen konnten bis jetzt noch keine Bilder gefunden werden, welche entsprechend den Beobachtungen BORGERT's eine schon während der Telophasen des Kernes vor sich gehende Durchschnürung der Centralkapsel erkennen lassen.

Stadien mit einer Centralkapsel und zwei Kernen wurden bisher bei folgenden beschalten Monocystinen beobachtet: *Aulosphaera* (R. HERTWIG, 1879, Taf. X, Fig. 2), *Coelacantha* (ebenda, Taf. IX, Fig. 2) und *Cannosphaera* („Valdivia"), *Circospathis sexfurca* („Vald.", Taf. XXXIII, Fig. 255), *Challengeron armatum* („Vald.", Taf. LI, Fig. 419; S. 513, Textfig. 142), Conchariden (HAECKEL), *Coelodendrum lappaceum* („Vald.").

Stadien mit zwei einkernigen Centralkapseln sind bekannt geworden bei Castanelliden („Vald."), *Protocystis Swirei, Harstoni* und *Balfouri* („Vald."), *Euphysetta Lucani* (BORGERT).

Außerdem enthielt das „Valdivia"-Material folgende hierher gehörige Entwicklungsstadien: ein *Castanidium variabile* mit 2 Centralkapseln, deren Kerne in Teilung sind (Taf. XLI, Fig. 300); ein Exemplar von *Sagenoarium dicranon* mit 4 Centralkapseln; eine *Planktonetta atlantica* mit 3 Centralkapseln (Taf. LVI, Fig. 453; Taf. LIX, Fig. 459) und eine Kolonie von *Nationaletta valdiviae* mit 4 Individuen (Taf. LIV, Fig. 445).

Vermehrung der monocystinen Formen. Bei den monocystinen Tripyleen wurden sowohl solche Stadien gefunden, welche sich auf die „vegetative" Zweiteilung beziehen als auch solche, die zur Koloniebildung führen.

Schon *Aulacantha scolymantha* kann als Beispiel hierfür gelten. Die mit mitotischer Teilung verbundenen vegetativen Vermehrungsvorgänge haben den Gegenstand der Untersuchung BORGERT's gebildet. Auf der anderen Seite wurden aber schon von KARAWAJEW drei- und vierkapselige Stadien von *Aulacantha* beschrieben, im „Valdivia"-Material fanden sich vierkapselige (S. 502, Textfig. 134) und im „Gauß"-Material mehrkapselige „Kolonien". Von der ebenfalls monocystinen Gattung *Aulospathis* liegen mir keine Stadien vor, die mit Bestimmtheit auf die vegetative Zweiteilung bezogen werden könnten, dagegen fanden sich speciell von *Aulospathis variabilis tetrodon* und *aulodendroides* „Kolonien" mit 8 und solche mit 16 Centralkapseln.

Ob die bei den beschalten Monocystinen gefundenen einkapselig-zweikernigen und zweikapselig-einkernigen Stadien der Periode der „vegetativen" Zweiteilung angehören, oder ob wir es mit Anfangsstadien zu tun haben, welche zur „Kolonie"- oder auch zur „Schwärmerbildung" führen, ist bis jetzt nicht zu entscheiden.

In ersterem Falle könnte angenommen werden, daß die vegetative Zweiteilung, beispielsweise einer Challengeride oder einer kleinen Medusettide, im ganzen derjenigen von *Euglypha* und anderen Süßwassermonothalamien entspricht, also in der Weise verläuft, daß ein Teil der Sarkode des Mutterindividuums aus dem Pylom austritt und zur Anlage des Tochterindividuums wird. Allerdings würde ein Unterschied insofern bestehen, als bei den Tripyleen die Teilung von Kern und Centralkapsel bereits in der Mutterschale vollständig durchgeführt wird, während bei *Euglypha* der Kern des Tochterindividuums schon während der Telophase in die Tochtersarkode übertritt. Eine andere Verschiedenheit würde darin liegen, daß, wenigstens bei *Challengeria Naresi* (Taf. LII, Fig. 430), das Tochterindividuum nicht sofort die definitive Schale bildet, sondern sich zunächst mit einer provisorischen Embryonalhülle umgiebt (vergl. S. 621).

Eine weitere Frage ist, wie die drei- und vierkapseligen Stadien von *Sagenoarium, Castanidium, Planktonetta* und *Nationaletta* aufzufassen sind, ob sie also einem modifizierten „vegetativen" Teilungsprozeß (mit zwei zusammengezogenen Teilungsschritten) angehören, oder ob sie mehr der „Koloniebildung" der dicystinen Tripyleen vergleichbar sind. Für *Sagenoarium* und *Castanidium* möchte ich die Frage unbeantwortet lassen, dagegen scheint mir bei einem Vergleich des dreikapseligen Stadiums von *Planktonetta* und der vierteiligen *Nationaletta*-Kolonie die Annahme nahezuliegen, daß bei den größeren Medusettiden die Vermehrung nach einem intermediären Modus erfolgt, der zwischen der vegetativen Zweiteilung beispielsweise von *Aulacantha* und der Koloniebildung liegt. *Planktonetta* und *Nationaletta* würden dann zwei verschiedene Typen des intermediären Modus repräsentieren: bei ersterer teilt sich nach der primären Teilung die aus der Mutterschale herausgetretene Tochterkapsel sofort ein zweites Mal, die beiden Tochterkapseln umgeben sich, wie die Tochterkapsel von *Challengeria Naresi,* zunächst mit einer Embryonalhülle und bilden, vermutlich erst nach der Loslösung vom Mutterindividuum, ein vollständiges Skelett aus; bei *Nationaletta* dagegen entstehen, wie bei *Sagenoarium* und *Castanidium,* 4 Enkelkapseln, welche eine vierteilige Kolonie bilden, entweder indem das mütterliche Skelett erhalten bleibt und nur drei neue Schalen abgeschieden werden, oder unter Aufgabe des ersteren und Neubildung von vier Gehäusen.

Teilung der Centralkapseln bei den dicystinen Formen. Bei den dicystinen Aulacanthiden habe ich ausschließlich Centralkapselteilungen vom *Aulosphaera*-Typus beobachtet, und zwar konnte bei *Aulokleptes ramosus* und *Aulographis pandora* festgestellt werden, daß schon beim Uebergang vom Zwei- zum Drei- und Vierkapselstadium die Durchschnürung der Centralkapsel diesem Typus folgt. Denn es fanden sich zweikapselige Stadien, bei welchen die eine Centralkapsel doppelkernig war. Ebenso verläuft der Durchschnürungsprozeß bei der weiteren Vermehrung der Centralkapseln (s. oben S. 671, Textfig. 213). Bei den ebenfalls dicystinen Tuscaroriden wurden dagegen, im Gegensatz zu den nahe verwandten (monocystinen) Circoporiden und Castanelliden, niemals zweikernige Centralkapseln gefunden. Allerdings besitzt bei älteren Centralkapseln der Kern vielfach eine ausgesprochen zweilappige Gestalt (Taf. XXXII, Fig. 242, 243), doch scheint es mir sehr fraglich zu sein, ob diese merkwürdigen Kernformen als Kernfragmentierungszustände zu betrachten sind und ob etwa die schmale Brücke zwischen den beiden Lappen vollkommen zurückgebildet wird. Vielmehr glaube ich, daß dieser durch eine beträchtliche Oberflächenentwicklung ausgezeichnete Kerntypus nur eine ernährungsphysiologische Bedeutung hat. Es muß also leider dahingestellt bleiben, ob die Durchschnürung der Centralkapsel bei den Tuscaroriden dem *Aulacantha*- oder dem *Aulosphaera*-Typus oder einem anderen Modus folgt.

Vermehrung der dicystinen Formen. Die Fortpflanzung der dicystinen Aulacanthiden erfolgt mindestens auf zwei verschiedene Arten, nämlich auf dem Wege der vegetativen Zweiteilung und auf dem der Koloniebildung.

Daß speciell der erste Modus auch bei den Dicystinen verbreitet ist, darauf wiesen einige zweikapselige *Auloceros*-Exemplare hin, welche, wie die einseitige Anordnung der Phäodien und der Radialstacheln deutlich erkennen ließ, durch Zweiteilung eines vierkapseligen Mutterindividuums eben entstanden sein müssen [1]). Es wäre danach anzunehmen, daß bei den dicystinen Formen

1) Leider sind die betreffenden Präparate zu Grunde gegangen, so daß ich nicht im stande bin, eine genaue Abbildung zu geben.

die Zahl der Centralkapseln schon vor der Durchschnürung verdoppelt wird, so daß jedes Tochterindividuum mit zwei Kapseln ausgestattet wird, in ähnlicher Weise, wie bei anderen zweikernigen Protozoen, z. B. bei *Amoeba binucleata* nach SCHAUDINN (1895), bei *Arcella vulgaris* nach ELPATIEWSKY (1907), die Vermehrung der Kerne noch vor der endgiltigen Durchteilung des Mutterindividuums erfolgt. Auf alle Fälle dürfte aber ein Teil der bei den dicystinen Aulacanthiden gefundenen vierkapseligen Stadien mit den vegetativen Zweiteilungsprozessen zusammenhängen.

Andere vierkapselige Formen sind sicher auf dem Wege zur Koloniebildung befindliche Stadien. Wie dies bei *Aulacantha* der Fall ist (KARAWAJEW), so verlaufen auch bei den dicystinen Aulacanthiden die zur Koloniebildung führenden Prozesse nicht synchron (heterochron), d. h. die Kapseln gleicher Generation teilen sich nicht zu gleicher Zeit. So fanden sich denn unter anderem folgende Stadien vor: zweikapselige Individuen mit einer einkernigen und einer zweikernigen Kapsel; dreikapselige Individuen; vierkapselige Individuen mit 4 einkernigen Kapseln; vierkapselige Individuen mit 2 einkernigen und 2 zweikernigen Kapseln; sechskapselige und acht- bis zehnkapselige Individuen. Die höchste Kapselzahl, die mir bei dicystinen Formen begegnet ist, betrug 10. Sie fand sich bei einem Exemplar von *Aulographis pandora* aus T.-St. 73.

Mit der Ungleichzeitigkeit der Teilungen hängt offenbar, wie gleich hier bemerkt werden soll, zusammen, daß bei den dicystinen Aulacanthiden sehr häufig die beiden Kerne nicht die nämlichen Strukturverhältnisse aufweisen, sowie wahrscheinlich auch die noch auffälligere Erscheinung, daß die beiden Kerne nicht selten einen ungleichmäßigen Konservierungszustand zeigen.

Ueber die Entstehung der Kolonien der Tuscaroren habe ich keine Beobachtungen anstellen können. Wie man sich den Vorgang etwa zu denken hat, ist im Systematischen Teil (S. 207) näher ausgeführt worden. Jedenfalls kann das in T.-St. 74 gefundene vierkapselige Individuum von *Tuscarctta tubulosa* nicht ohne weiteres herangezogen werden, da es wenigstens in Bezug auf die Schalenstruktur abnorme Verhältnisse zeigt.

Es bleibt bei den dicystinen Formen noch die Frage zur Beantwortung übrig, auf welche Weise der zweikapselige Normalzustand zu Beginn des Fortpflanzungscyklus seine Entstehung nimmt. Was die dicystinen Aulacanthiden anbelangt, so dürfte es wahrscheinlich sein, daß sie sich, wie die Aulacanthiden überhaupt, aus nackten, *Phaeocolla*-ähnlichen Jugendzuständen heraus entwickeln. Nun sind aber speciell bei *Phaeocolla valdiviae* sämtliche Größenabstufungen bereits mit zwei Centralkapseln ausgestattet (Taf. XLII, Fig. 302), und so ist anzunehmen, daß bei den dicystinen Aulacanthiden der zweikapselige Zustand schon von sehr frühen, nackten Jugendstadien an datiert.

Bei den Tuscaroren wurden wiederholt Bilder gefunden, welche die Kerne der beiden noch sehr kleinen Centralkapseln im Stadium der Telophase zeigen (Taf. XXXII, Fig. 248; Taf. XXXIII, Fig. 251), und zwar ist die gegenseitige Orientierung der Centralkapseln und ihrer Kerne eine derartige, daß man erstere wohl als Schwestern, d. h. als Abkömmlinge einer Mutterkapsel ansehen darf. Es würde also aus diesem Befunde zunächst für die Tuscaroriden der Schluß zu ziehen sei, daß der zweikapselige Zustand durch einen Teilungsakt und nicht etwa durch Kopulation zweier Individuen erreicht wird, und vielleicht ist es erlaubt, diese Folgerung auch auf die zweikapseligen Phäocollen und damit auf die dicystinen Aulacanthiden auszudehnen.

Sporenbildung bei Tripyleen. Borgert's demnächst zu erwartende Arbeit über die Schwärmerbildung bei *Aulacantha* wird berufen sein, eine wichtige Lücke in unserer Kenntnis von der Fortpflanzungsgeschichte der Tripyleen auszufüllen. Ich selbst habe im „Valdivia"-Material nur ganz vereinzelte Funde gemacht, welche mit der Schwärmerbildung der Tripyleen in Zusammenhang gebracht werden können.

Bei 2 zweikapseligen, aus T.-St. 145 stammenden Individuen von *Aulographis pandora* sah ich — im einen Fall in beiden, im anderen nur in einer der Centralkapseln — teils innerhalb des Kernraums, teils in der Intrasarkode eine größere Anzahl von chromatinarmen, von einem Bläschen umschlossenen, doppelkernartigen Gebilden (Syst. Teil, S. 23, Textfig. 7). Da die Kerne der Centralkapseln in allen Fällen die später zu beschreibenden Prophasen der Chromosomenbildung aufwiesen, so lag es nahe, diese Doppelkerne als Stadien der Sporenbildung aufzufassen. Bei einem dritten Exemplar derselben Art (T.-St. 66) enthielt die Intrasarkode der einen Centralkapsel zahlreiche kugelige Bläschen, welche je etwa acht gleich große rundliche Binnenkörper einschlossen. Der Kern besaß eine grobschollige Struktur. Die Aehnlichkeit der Bläschen mit den „Chromosomenbläschen" von *Oroscena* legt hier noch mehr, als in den beiden anderen Fällen, die Vermutung nahe, daß es sich um ein Stadium der Sporenbildung handle, doch war leider die Konservierung keine ausreichende, um eine sichere Deutung des Befundes zu ermöglichen.

Zweifelhafter Art sind auch die im Systematischen Teil erwähnten Befunde bei *Sagenoscena irmingeriana* (S. 135; Taf. XLVI, Fig. 348) und bei *Euphysetta amphicodon* (S. 301, Textfig. 39; Taf. LIII, Fig. 440).

Auf die Frage, inwieweit vielleicht die Koloniebildung der Aulacanthiden und anderer Formen zu der Vermehrung durch Schwärmer in Beziehung zu bringen ist (Syst. Teil, S. 24) — ein Zusammenhang, dessen Möglichkeit angesichts der Aehnlichkeit der doppelkernigen Centralkapseln der dicystinen Aulacanthiden mit dem Doppelkernstadium von *Oroscena*, sowie im Hinblick auf die Uebereinstimmungen in der Chromosomenbildung wohl nicht ganz auszuschließen ist —, soll ebenfalls wegen ungenügender Anhaltspunkte nicht weiter eingegangen werden.

Kern und Kernteilung bei den Tripyleen.

Form des Tripyleenkernes. Je nachdem die Centralkapsel die bekannte ellipsoidische Gestalt mit leicht abgeplatteter Parapylen- und etwas vorgewölbter Astropylenseite hat (Taf. XLII, Fig. 302) oder sich der Kugelform nähert (*Aulacantha*; vergl. Borgert, 1900, S. 211) oder aber, unter Verlängerung der die Astropylenmitte treffenden Hauptachse, eine Birnenform annimmt (Taf. LIX, Fig. 460; Taf. LXI, Fig. 475), besitzt der ruhende Kern ebenfalls die Form eines Ellipsoides, einer Kugel oder Birne. Bei *Planktonetta* (Taf. LIX, Fig. 459) und *Nationaletta* (Taf. LVIII, Fig. 456) wird die Gestalt des Kernes durch die scheiben- oder linsenförmige Plasmaanhäufung an der oralen Seite der Centralkapsel bedingt. Besondere Formen nimmt, offenbar im Interesse der Oberflächenvergrößerung und des Stoffaustausches, der Kern der Tuscaroren an: es finden sich bügelförmige (Taf. XXXII, Fig. 240), zweilappige (Fig. 242, 243), klammer- uud doppelspiralige Kerntypen (Fig. 244—246).

Ueber die Veränderungen des Kernes von *Aulacantha* in den Prophasen und Metaphasen der Mitose hat BORGERT ausführliche Angaben gemacht (1900, S. 222 ff.). In den Telophasen zeigen die Kerne der Aulacanthiden (BORGERT, 1900, Taf. XV, Fig. 16—17) und der Tuscaroren (Taf. XXXII, Fig. 248 links; Taf. XXXIII, Fig. 251 oben) übereinstimmend eine schüsselförmige Gestalt.

Struktur des ruhenden Tripyleenkernes. Der „ruhende" Kern zeigt in den einzelnen Tripyleengruppen eine sehr verschiedene Struktur.

Bei *Aulacantha* haben zuerst KARAWAJEW und BORGERT eine Anordnung der färbbaren Substanz gefunden, die ich als **Radstruktur** bezeichnet habe (Textfig. 214): von einer centralen, dichteren färbbaren Masse strahlen zahlreiche radiär gerichtete, gegen die Peripherie zu unregelmäßig verzweigte Stränge aus, so daß im Kerndurchschnitt ein radähnliches Bild zu stande kommt. Auch im Stadium mit 4 Centralkapseln (Taf. VIII, Fig. 85) besitzen die Kerne diese Struktur.

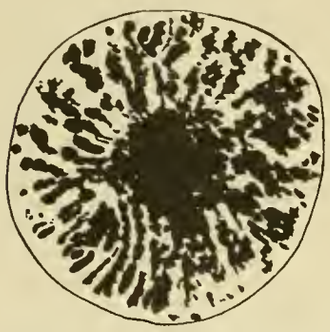


Fig. 214. Kern einer *Aulacantha scolymantha*. Radstruktur.

Derartige Radstrukturen habe ich auch bei *Aulospathis* gefunden (S. 547, Textfig. 153), sowie bei einem Individuum von *Aulographis pandora* mit 10 Centralkapseln. Das Vorkommen dieses Kernbaues bei den monocystinen *Aulacantha-* und *Aulospathis*-Arten legt den Gedanken nahe, es möchte die ausgeprägte Radiärstruktur mit dem streng sphärischen Bau der Monocystinen im Zusammenhang stehen. Doch könnten derartige Beziehungen zwischen der Kernstruktur und der Grundform des Körpers höchstens für die Aulacanthiden Giltigkeit haben, da z. B. auch *Conchopsis* trotz ihres bilateral-symmetrischen Baues eine ausgeprägte Radstruktur aufweist (Taf. LIX, Fig. 460).

Außer bei den genannten Aulacanthiden und bei *Conchopsis* finden sich etwas weniger regelmäßige und mehr lockere Radstrukturen bei den Aulosphäriden *(Auloscena, Aulatractus)* und bei *Challengeria Naresi* (Taf. LII, Fig. 429). Bei ersteren wird die Mitte der centralen Verdichtung von einem blassen, chromatinfreien Hof eingenommen, bei letzterer fehlt die dichte Centralmasse und wird vollständig durch chromatinfreies Grundplasma ersetzt.

Ueber den feineren Bau des Grundplasmas und der färbbaren Kernteile habe ich in allen diesen Fällen nichts Genaueres ermitteln können (vergl. auch BORGERT, l. c. S. 214). Doch sei an dieser Stelle auf eine (nach FLEMMING konservierte) Centralkapsel von *Aulosphaera* (Textfig. 216) hingewiesen, bei welcher die Kernmembran *(km)* innerhalb der Centralkapselsarkode *(c)* und das Kerngrundplasma *(gp)* innerhalb der Kernmembran einseitig geschrumpft und die Substanz der Chromosomen *(ch)* vollkommen aus der Centralkapsel herausgepreßt erscheint. Es läßt dieses Bild deutlich erkennen, daß das Grundplasma eine verhältnismäßig zähere Beschaffenheit als die Chromatinsubstanz besitzen muß.

Die Entstehung der Radstruktur, bezw. ihr Verhältnis zur Schollen- und Strangstruktur, wird durch eine andere sehr schön konservierte Centralkapsel von *Aulosphaera* (Textfig. 217) illustriert: hier wird der größte Teil der Kernperipherie noch von den langen, wurmförmigen, ziemlich gleichmäßig radiär gerichteten Chromatinfäden, wie sie in den Telophasen der Tripyleenkerne aufzutreten pflegen, eingenommen, während die Kernmitte und

die gegen die Astropyle gerichteten Teile von unregelmäßig durcheinander geflochtenen Fäden und zahlreichen vielgestaltigen, vakuolisierten Schollen (Binnenkörpern) erfüllt sind. Es zeigt dieses Bild, daß die „Nabe“ des Rades durch eine dichte und unregelmäßige Aufknäuelung der Chromatinfäden zu stande kommt.

Fig. 215.

Fig. 216.

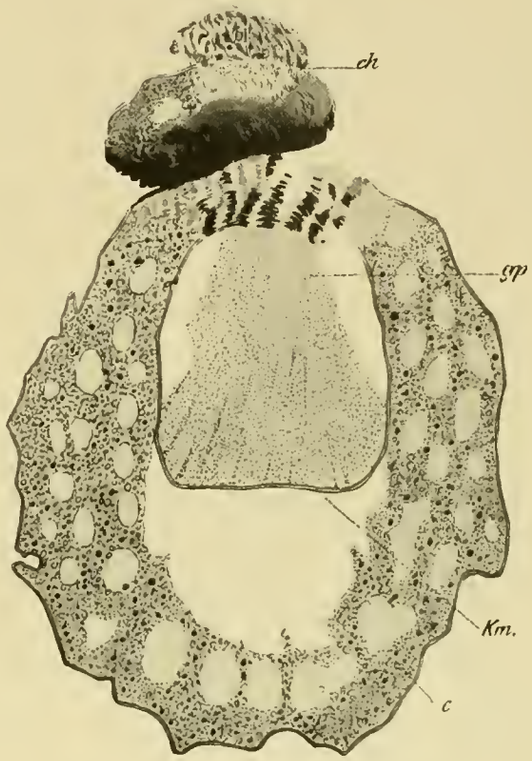


Fig. 217.

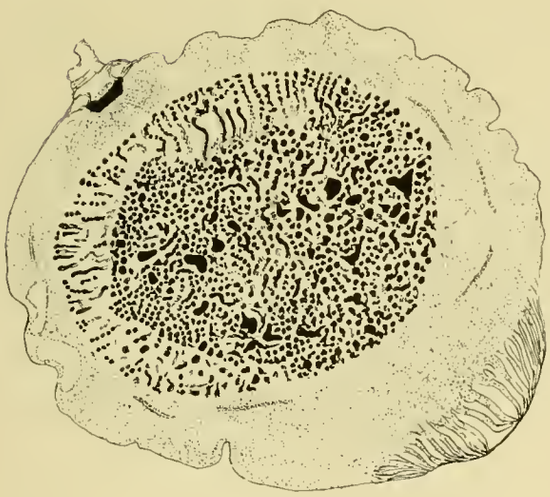


Fig. 215. Kern von *Aulographis stellata*. Schollen- und Strangstruktur.

Fig. 216. Centralkapsel von *Aulosphaera* mit ausgepreßter Kernsubstanz (Konservierung nach FLEMMING). *c* Centralkapsel, *km* Kernmembran, *gp* Grundplasma, *ch* Chromatinsubstanz.

Fig. 217. Jugendliche Centralkapsel von *Aulatractus*. Die auf dem Schnitt getroffene Parapyle ist in Textfig. 208 vergrößert wiedergegeben.

Eine besondere Modifikation der Radstruktur zeigen die Kerne der Tuscaroriden (Taf. XXIV, Fig. 183). Die Achse des in der Regel bügelförmigen Kernes wird hier von einer bandförmigen, stark färbbaren Masse, dem Achsenband, gebildet, der periphere Teil von einem feinkörnigen oder feinwabigen Grundplasma, in welches vom Achsenbande fadenförmige Ausläufer ausstrahlen. Bei guter Konservierung stellt sich das Achsenband als ein dichter Knäuel von Chromatinsträngen dar (vergl. *Aulosphaera*). Man wird die Struktur des Tuscarorenkernes mit der Radstruktur der Aulacanthen und der anderen vorhin genannten Formen vergleichen dürfen, nur daß bei ersterem die chromatische Centralmasse im Zusammenhang mit der besonderen Form des Kernes zum Achsenband ausgezogen ist. Die achterförmigen Kernformen, welche schon BORGERT bei seinen Tuscaroren

gesehen hat und welche auch bei einigen Formen des „Valdivia"-Materials gefunden wurden (Taf. XXXII, Fig. 243), gehen, soviel ich sehe, aus dem gewöhnlichen Kerntypus in der Weise hervor, daß sich innerhalb des Achsenbandes eine chromatinfreie Lakune, ähnlich dem centralen „Hof" bei den Aulosphäriden und bei *Challengeria,* ausbreitet.

Im Gegensatz zu den bisher genannten Kernformen fand ich bei den dicystinen Aulacanthiden die ellipsoidischen, stumpf-birnförmigen oder sonst wie von der sphärischen Gestalt abweichenden Kerne wesentlich anders beschaffen (Textfig. 215): Die schwach färbbare Grundsubstanz ist hier von ungleich großen, zum Teil vakuolisierten Schollen und kurzen Strängen ausgefüllt. Die Mitte der Kerne zeigt keine dichtere Struktur als die Peripherie, im Gegenteil fand sich häufig eine besonders große Zahl von Schollen der Kernmembran angelagert. Das Grundplasma wies je nach dem Konservierungszustand bald eine grobspongiöse Struktur auf, bald zeigte es die Beschaffenheit eines feinkörnigen Gerinnsels, bald einen feinalveolären Bau. Die letztgenannte (namentlich auf Sublimatpräparaten erkennbare) Struktur dürfte dem lebenden Zustand am nächsten kommen. Im Grundplasma sind mehr oder weniger zahlreiche traubenförmige Häufchen von schwach färbbaren Tröpfchen eingebettet, welche zuweilen in scharf begrenzten, hellen Höfen eingeschlossen sind und wohl in die Kategorie der Reservestoffe (? Fettträubchen) gehören [1]).

Diese **Schollen- und Strangstruktur,** wie ich diesen Typus im Gegensatz zur Radstruktur nennen möchte, ist auch bei den übrigen Tripyleen weit verbreitet. Sie findet sich mehr oder weniger ausgeprägt bei den Astracanthiden (Taf. LXXII, Fig. 530), Sagosphäriden, Castanelliden, Circoporiden (Taf. XXXIII, Fig. 255), sowie bei den großen Medusettiden (Taf. LVII, Fig. 455; Taf. LIX, Fig. 459).

Es machte mir im Anfang einige Schwierigkeiten, das Stadium des ruhenden Kernes mit seiner gleichmäßigen Schollen- und Strangstruktur einerseits gegen die Telophasen, andererseits gegen die Prophasen der Teilung einigermaßen abzugrenzen und insbesondere auch die Telophasen von den Prophasen zu unterscheiden. Ich werde auf diese Verhältnisse weiter unten nochmals zurückkommen, doch sei gleich hier bemerkt, daß diejenigen Stadien, welche zwischen den Schollen eine große Zahl von langen, wurmförmigen (homogenen oder körnigen), großenteils radiär verlaufenden Einzelfäden erkennen lassen, noch zu den Telophasen zu rechnen sind, während das Auftreten von „Chromosomenbläschen" den Beginn der frühen Prophase anzeigt.

Kernteilung. BORGERT giebt für die Phasen der mitotischen Teilung von *Aulacantha* folgende Reihenfolge an: grobspongiöses Maschenwerk mit radiärem Bau (Radstruktur des ruhenden Kernes; 1900, Taf. XIV, Fig. 1); Uebergang in den feinspongiösen Zustand (Taf. XIV, Fig. 3); erstes Knäuelstadium mit Beginn der ersten Längsspaltung (Taf. XIV), Fig. 6); segmentierter Knäuel mit vollendeter erster und beginnender zweiter Längsspaltung (Taf. XVI, Fig. 22); zweites Knäuelstadium (Längsstreckung der Chromatinelemente; Linsenform des Kernes; Taf. XIV, Fig. 8), Aequatorialplatte (Taf. XIV, Fig. 10); Bildung der Tochterplatten auf Grund einer Spaltung der Aequatorialplatte, ohne Benutzung der Längsspalten (Taf. XV, Fig. 11—13); Rekonstruktion der Tochter-

1) Die von BORGERT (1900, S. 217) bei *Aulacantha* gefundenen Kügelchen stimmen der Beschreibung nach nicht ganz mit meinen Bildern überein.

kerne (Schüsselform der Kerne, Beginn der Kapselteilung; Taf. XV, Fig. 14—17); Uebergang aus dem fädigen in den spongiösen und radiären Bau (Taf. XV, Fig. 18—19).

Es ist natürlich nicht möglich, in einem Expeditionsmaterial von irgend einer Tripyleenform eine genügend große Zahl gut konservierter Exemplare zusammenzufinden, um eine annähernd so vollständige Reihe, wie sie BORGERT aufgestellt hat, liefern zu können. Hat doch BORGERT von seiner *Aulacantha* über 20000 Exemplare durchsehen müssen, um zu seinen Resultaten zu gelangen. Immerhin hat mich die vorzügliche Konservierung eines großen Teiles der „Valdivia"-Ausbeute in den Stand gesetzt, wenigstens in einem Punkte bestimmte Ergebnisse zu erlangen, nämlich bezüglich der ersten Entstehung und Herausarbeitung der Chromosomen aus dem Ruhezustand des Kernes. Es war mir dies um so willkommener, als es sich hierbei bekanntlich um Vorgänge von allgemeinerem theoretischen Interesse handelt.

KARAWAJEW (1895, S. 298, Fig. 3) und BORGERT (1900, Taf. XVI, Fig. 22) hatten bei *Aulacantha* gefunden, daß in den späteren Prophasen der ganze Kernraum von Doppelfäden oder Doppelstäbchen erfüllt ist, welche eine auffallende Aehnlichkeit mit den Chromatinelementen in den Prophasen der Reifungsteilungen der höheren Organismen zeigen. Die Uebereinstimmung stellt sich nun aber bei der Untersuchung der dicystinen Aulacanthiden und verschiedener anderer Formen als eine viel größere heraus. Schon BORGERT hatte bei *Aulacantha* zwischen den Doppelfäden auch ringförmige Figuren, also eine andere, aus der Reifungsperiode bekannte Chromosomenform angetroffen, und ich selbst konnte bei *Aulographis pandora* (Textfig. 218) und besonders schön bei *Auloceros* (Taf. 86, Fig. 600; 1907b, Fig. 1) daneben achterförmig gekrümmte Schleifen und Doppelfadensegmente mit mehrfach gekreuzten und schraubenartig umeinander gedrehten Einzelfäden (Strepsinemen) beobachten, also Bildungen, welche ebenfalls wieder aus der Ovogenese der Copepoden, Selachier und anderer tierischer und pflanzlicher Objekte her bekannt sind und deren Entstehungsweise und Schicksal eines der wichtigsten Probleme der neueren Zellenforschung gebildet hat.

Fig. 218. Kern von *Aulographis pandora*. Späte Prophase.

Die Aehnlichkeit zwischen den Radiolarien einerseits und den höheren Organismen andererseits ist bezüglich dieser Kernphase so groß, daß man sicherlich auch eine übereinstimmende Entstehung dieser so überaus charakteristischen Chromosomenformen in beiden Fällen annehmen und die bei einem Objekte erlangten Resultate auf das andere übertragen darf. Nun scheinen mir aber in der That die Bilder, welche ich bei den dicystinen Aulacanthiden erhalten habe, in unzweideutiger Weise den Entstehungsmodus der Doppelfäden und Strepsinemen klarzulegen, und sie dürften also gleichzeitig ein Licht werfen auf das vielumstrittene Problem, ob die Einzelfäden der Doppelfäden, Strepsinemen und Doppelstäbchen durch Längsspaltung eines Mutterfadens oder durch paarweise Hinter- oder Neben-

einanderlagerung (Konjugation, Meta- und Parasyndese) selbständiger Elemente ihre Entstehung nehmen[1]).

Speciell bei *Aulographis pandora* und *Auloceros* fand ich verhältnismäßig häufig Kerne, welche im ganzen eine gleichmäßige Schollen- und Strangstruktur aufwiesen, dabei aber an verschiedenen Stellen, namentlich an der Peripherie kleine, rundliche oder wurstförmige Knäuelfiguren enthielten. Diese sind gegen das umgebende Grundplasma allerdings nicht durch eine besondere Membran abgegrenzt, wohl aber zeigen sie einen so regelmäßigen und scharfen Umriß, daß man wohl mit Sicherheit sagen kann, es handle sich um sphärische oder cylindrische, vom übrigen Grundplasma abgegliederte Sarkodeportionen, deren peripherische Schichten von einem spiralig verlaufenden Chromatinfaden eingenommen werden (Textfig. 219 *a, b;* vergl. auch Syst. Teil, S. 23, Textfig. 7a). Diese Differenzierungen, die man vielleicht als Binnenkerne bezeichnen kann, sind nun nichts anderes als die ersten Anlagen der Chromosomen. Sie stimmen nicht bloß in ihrem Bau mit den

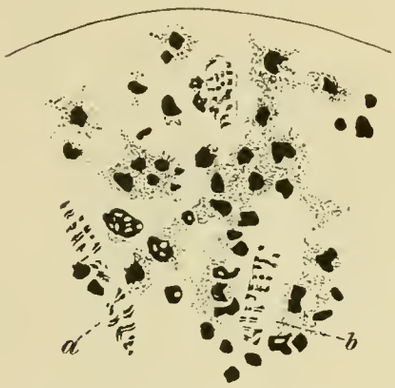


Fig. 219.

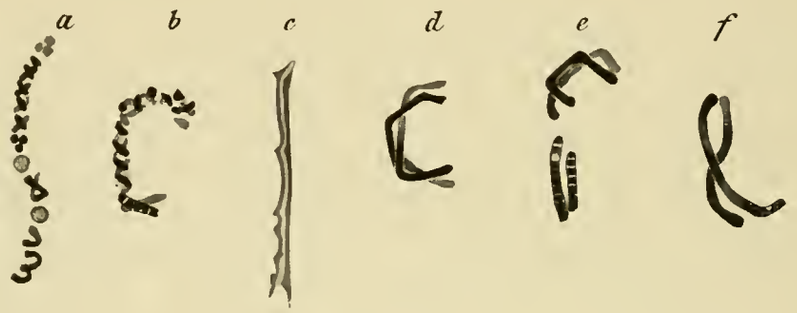


Fig. 220.

Fig. 219. Kern von *Aulokleptes ramosus*. Frühe Prophase. a und b Binnenkerne im Knäuelstadium.
Fig. 220. Chromosomenbildung bei *Auloceros*.

frühesten Stadien der „Chromosomenbläschen" von *Oroscena regalis* (Taf. LXXIX, Fig. 558*a*) im wesentlichen überein, sondern auch darin, daß sie nicht synchron, sondern successive ihre Entstehung nehmen.

Zuweilen sieht man in unzweideutiger Weise, daß der dünne, in der Mantelschicht der Binnenkerne spiralig verlaufende Chromatinfaden längsgespalten ist (Textfig. 219 *a, b*). Wie ich mich immer wieder überzeugen konnte, handelt es sich hier nicht um einfache Helligkeitsunterschiede zwischen dem peripheren und axialen Teile des Chromatinfadens oder um eine Einlagerung von Vakuolen, sondern um einen wirklichen, auf größeren Strecken gleichmäßig die Fadenschraube durchsetzenden Längsspalt.

Bei einem Exemplar von *Auloceros* habe ich sodann alle Uebergänge finden können, welche von den eben beschriebenen Bildern zu den fertigen Doppelfäden führen (Taf. 86, Fig. 600; Textfig. 220). In erster Linie kommen Zwillingsbildungen in Betracht, die aus zwei glatt-cylindrischen, homogen gefärbten, in Form einer regelmäßigen Doppelschraube umeinander gedrehten Einzelfäden bestehen (Textfig. 220 *a, b*). Es kann keinem

1) Ueber den Stand dieser Frage habe ich vor kurzem ausführlich berichtet (Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. I, 1907, S. 84 ff.).

Zweifel unterliegen, daß diese Zwillinge aus den dünnfädigen Knäuelformen in der Weise hervorgehen, daß die als „Binnenkerne" vom Grundplasma abgegliederten Sarkodepartien zu langen, dünnen Schläuchen auswachsen und daß die beiden Spalthälften des spiralig gedrehten Chromatinfadens (Textfig. 219) allmählich voneinander abrücken und dabei eine beträchtliche Verdickung erfahren. Seltener kann man betrachten, daß die Doppelfäden bereits in diesen Stadien mittlerer Dicke die Wachstumswiderstände, welche offenbar den Torsionen zu Grunde liegen, überwunden haben und auf längere Strecken hin einen geraden Verlauf nehmen (Textfig. 220 *c*).

Mit zunehmender Dicke der Einzelfäden verlieren die Zwillinge mehr und mehr die Form des Strepsinemas, die Windungen werden flacher und unregelmäßiger, die Abstände zwischen den Fäden vergrößern sich, und so kommen zunächst die Achter- und Ringfiguren und weiterhin die Doppelstäbchen zu stande (Textfig. 220 *d*—*f*).

Es scheint mir aus diesen Befunden ganz unzweideutig hervorzugehen, daß die Doppelfäden bei den Aulacanthiden wirklich durch Längsspaltung eines Mutterfadens zu stande kommen, während die Annahme, sie könnten aus einer Konjugation zweier selbständiger Fäden hervorgehen, sich wohl schwerlich mit den thatsächlichen Befunden vereinigen läßt.

Die Metaphasen der Teilung, welche bekanntlich mit der Einordnung der Chromosomen in die Aequatorialplatte beginnen und mit dem Auseinanderweichen der Tochtergruppen (Metakinese) abschließen, sind mir bei keinem Objekte zu Gesicht gekommen. Ich bin daher auch nicht im stande, die Beobachtungen Borgert's und die von ihm aufgestellte Aufeinanderfolge der Stadien zu bestätigen oder zu ergänzen. Nur in einem Punkte glaube ich, auch ohne mich auf eigene Präparate stützen zu können, Bedenken gegen Borgert's Auffassung erheben zu sollen. Borgert (1900, S. 230) ist der Ansicht, daß es sich bei der Bildung der Tochterplatten von *Aulacantha* nicht, wie bei den typischen Mitosen, um eine Verteilung der Spalthälften, sondern um ein Auseinanderweichen der ganzen Chromosomen handle. Es würde also, um die von Weismann eingeführte Nomenklatur anzuwenden, die Teilung von *Aulacantha* keine Aequations-, sondern eine Reduktionsteilung sein. Zu dieser Annahme sah sich Borgert durch den Umstand veranlaßt, daß die längsgespaltenen Chromosomen nicht sämtlich mit ihrer ganzen Länge in eine Ebene (Aequatorebene der Teilungsfigur) zu liegen kommen, sondern nur mit einem Ende in die eigentliche Aequatorialplatte tauchen, mit einem größeren Abschnitte dagegen senkrecht vom Aequator abstehen. Ungefähr die Hälfte der Chromosomen befindet sich dabei auf der einen, die Hälfte auf der anderen Seite des letzteren, so daß sie also im ganzen eine parallele Anordnung und dabei von vornherein eine Verteilung auf zwei Gruppen zeigen. Borgert glaubte nun, daß sich aus dieser Orientierung Schwierigkeiten für die Annahme einer Verteilung der Spalthälften ergeben, und er nahm daher ein einfaches Auseinanderweichen der beiden, schon bei der Herstellung der Aequatorialplatte vorgebildeten Tochtergruppen an. Diese Auffassung scheint nun allerdings zunächst darin eine Stütze zu erhalten, daß ganz neuerdings auch für andere Protozoen angegeben wurde, daß die Verteilung der Chromosomen nicht nach dem Längsspalt vor sich geht, so von Calkins für *Amoeba*, von Schröder für *Sphaeromyxa*, von Metcalf für *Opalina*. Indessen ist die Aehnlichkeit der von Borgert gegebenen Darstellungen (1900, Taf. XIV, Fig. 10; Taf. XVII, Fig. 30, 31) mit den bekannten Bildern, welche die Kernteilungsfiguren z. B. der Liliaceen nach Strasburger, Guignard u. a. innerhalb und außerhalb des sexualen Zellencyklus aufweisen, eine so große, daß

man kaum umhin kann, in beiden Fällen eine übereinstimmende Verteilungsweise der Chromosomen anzunehmen. Meines Wissens ist aber noch nie bezweifelt worden, daß es sich speciell bei den mitotischen Vorgängen in vegetativen pflanzlichen Geweben um eine dicentrische Wanderung der Tochterschleifen oder Spalthälften handelt, und ich glaube nicht, daß die Schwierigkeiten, welche dieser Vorstellung im Wege stehen, bei *Aulacantha* wesentlich größere sind.

Anaphase. Die dicentrische Wanderung der Chromosomen habe ich in einem Falle, bei einem vorzüglich konservierten zweikapseligen Exemplare von *Castanidium variabile* (Taf. XLI, Fig. 300), beobachten können. In der einen Centralkapsel war die Teilungsfigur senkrecht, in der anderen parallel zur Aequatorebene getroffen worden. Die erstere Schnittserie zeigte die Chromosomen als leicht geschlängelte, großenteils homogen gefärbte Fäden, welche an der Außenseite der Kernplatte zum Teil hakenförmig umgebogen waren. Die in der Peripherie gelegenen Chromatinfäden ließen vielfach eine Längsteilung erkennen, welche wohl als die zweite Längsspaltung BORGERT's zu betrachten ist. Einzelne Chromosomen lagen paarweise angeordnet in der Aequatorebene: offenbar handelt es sich um zurückgebliebene, durch die erste Längsspaltung (Textfig. 220) entstandene Doppelstäbchen, deren Einzelstäbchen (primäre Spalthälften) noch nicht zum vollständigen Auseinanderweichen gekommen waren. Vielfach war auch bei diesen deutlich die zweite Längsspaltung zu erkennen.

Fig. 221. Kern von *Aulographis pandora*. Telophase.

Telophase. Nach BORGERT spielt sich bei *Aulacantha* die Rekonstruktion der Tochterkerne in der Weise ab, daß die Kernplatten sich mit ihren Rändern nach außen krümmen und so eine schüsselförmige Gestalt annehmen und daß die an der Außenseite der Kernplatte gelagerte dichtere Schicht von Fadenabschnitten und Chromatinkörnchen in das Innere des Tochterkernes verlagert wird, um so zur Nabe des Rades zu werden.

Bilder dieser Art habe ich auch bei anderen Tripyleen gefunden, deren Kerne im ruhenden Zustand eine typische oder modifizierte Radstruktur besitzen, nämlich bei den Tuscaroriden (Taf. XXXII, Fig. 248; Taf. XXXIII, Fig. 251 links; s. oben S. 674) und bei einer *Aulosphaera* (S. 677, Textfig. 217). Bei letzterer hat anscheinend eine Drehung des in Rekonstruktion befindlichen Kernes gegen die Astropyle stattgefunden.

Bei Formen, welche im ruhenden Kern die Schollen- und Strangstruktur zeigen, durchziehen in den Telophasen die Chromatinelemente, zunächst noch als wurmförmige, vielfach raketenartig gewundene, homogen gefärbte Fäden den Kernraum, während zwischen ihnen in zunehmendem Maße einerseits unregelmäßig geformte Schollen oder Binnenkörper (Textfig. 221), andererseits

die oben erwähnten traubenförmigen Tröpfchen-Ansammlungen (Textfig. 222) hervortreten. Ist die Schnittrichtung eine günstige, so macht sich im ganzen eine deutliche Parallellagerung der Chromatinfäden bemerklich, und man wird dann an die bekannte Korbform erinnert, welche die Tochterspireme der Metazoenkerne vielfach zeigen. Solche Bilder fand ich bei *Aulographis pandora* (Textfig. 221) und bei *Planktonetta* (Textfig. 222; vergl. Taf. LIX, Fig. 459).

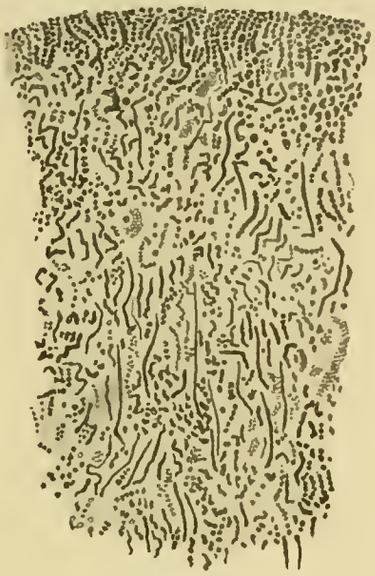


Fig. 222. Tochterkerne einer *Planktonetta* mit 3 Centralkapseln. Telophase.

Fig. 223. Kern von *Auloceros*. Telophase.

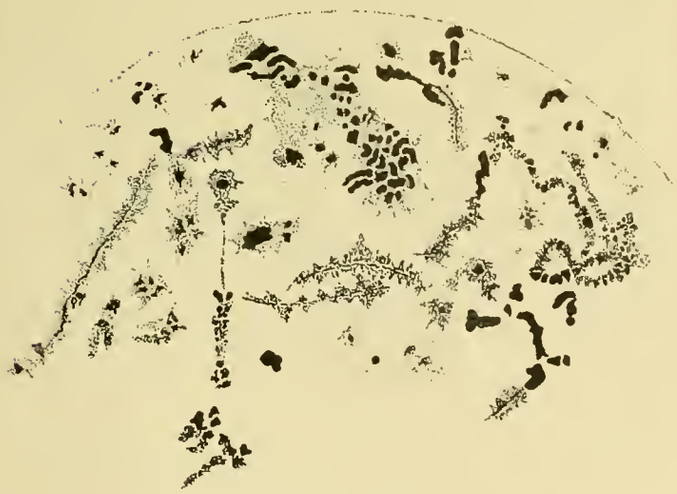


Fig. 224. Kern von *Castanidium*. Telophase.

Fig. 225. Kern von *Challengeria Naresi*.

Bei ersterer wiesen die Kerne eine tiefe Einschnürung auf (Syst. Teil, S. 22, Textfig. 5), welche offenbar den Höhlungen der „schüsselförmigen" Kernplatten (s. oben) entspricht. Im Systematischen Teil hatte ich auch die Möglichkeit offen gelassen, daß hier eine amitotische Kernteilung im Spiele ist, doch hat mich ein Vergleich aller Bilder dazu geführt, diesen Gedanken aufzugeben.

Weiterhin verlieren die Chromosomen ihre regelmäßig homogene und glatte Beschaffenheit und lösen sich in Körnchen- und Schollenreihen auf (Textfig. 223), und schließlich treten, vor Beginn des eigentlichen Ruhestadiums, die „Chromosomenspuren“ nur noch als dunkle Linien hervor, welche zum Teil von sehr kleinen Chromatinkörnchen begleitet, zum Teil von einem Mantel feinkörnigen (durch die Konservierung geschrumpften) Grundplasmas umlagert sind (Textfig. 224). Aehnliche Bilder scheint BORGERT gesehen zu haben (1900, S. 217 oben; Taf. XVI, Fig. 21), andererseits wird man lebhaft an die Chromosomenspuren erinnert, welche in jungen Amphibienkeimbläschen (z. B. bei *Triton*, *Siredon*) zur Ansicht kommen.

Mit dem Verschwinden dieser Chromosomenspuren ist die Schollen- und Strangstruktur des „ruhenden“ Kernes wiederhergestellt.

Ein etwas abweichendes Bild fand sich bei einem jungen Exemplar von *Challengeria Naresi* (Textfig. 225), bei welchem die Chromosomen der Telophase großenteils die Form von kurzen, wurmförmigen, vakuolisierten Schleifen angenommen und sich, vermutlich infolge der kontrahierenden Wirkung der Sublimatfixierung, synapsisartig auf eine Hälfte des Kernraumes zusammengezogen haben.

Centralkapsel und Fortpflanzung der Spumellarien und Nassellarien.

Centralkapsel der Spumellarien und Nassellarien. Da sich meine Untersuchungen nur auf einige wenige, hierher gehörige Formen erstreckt haben, so bin ich nicht in der Lage, bei diesen Abteilungen ausführlich auf die vergleichende Morphologie der Centralkapsel einzugehen. Ich werde mich daher auf die Hervorhebung eines Punktes beschränken, der sich nicht bloß mit der Fortpflanzungsgeschichte berührt, sondern auch im Hinblick auf die im III. Abschnitt behandelten Formbildungsprozesse von Interesse ist, nämlich auf einige bei den Spumellarien und Nassellarien vorkommenden Formveränderungen der Centralkapsel.

Während bei einer großen Zahl der Spumellarien die Centralkapsel eine annähernd sphärische Gestalt besitzt, treten bei der Collodarienfamilie der Thalassothamniden einige bemerkenswerte Abweichungen auf. Bei *Thalassothamnus ramosus* (Taf. LXXIV, Fig. 538) wird die wachsende Centralkapsel durch die Radialstacheln und deren basalen Seitenäste stark eingebuchtet und zeigt infolgedessen eine größere Anzahl blasiger Vorwölbungen. Hier tritt die mechanische Wirkung der Skelettteile auf die Form der Centralkapsel deutlich zu Tage, es liegt also im wesentlichen die nämliche Erscheinung vor, wie bei der Centralkapsel mancher Astrosphäriden, welche entweder durch die Poren der inneren Gitterschalen keil- oder sackförmige Protuberanzen vortreiben kann (vergl. z. B. *Cladococcus abietinus*, HAECKEL, Rep., Pl. XXVII, Fig. 3), oder wie bei *Hexacontium* (diese Arbeit, Taf. LXXXIII, Fig. 577) und *Heliodiscus* (Taf. LXXXIII, Fig. 578) durch die zwischen den Gitterschalen sich erstreckenden Radialbalken in ihrer Gestalt beeinflußt wird. Im Gegensatz dazu sendet bei den von der „Valdivia“ und vom „Gauß“ erbeuteten *Cytocladus*-Arten die Centralkapsel regelmäßig-dichotomisch verzweigte Fortsätze aus (Taf. LXXV, Fig. 539), welche sich allerdings in ihrem Verlauf und in ihrer Verästelungsweise im ganzen an die Radialstacheln anlehnen, bei denen man aber doch den Eindruck gewinnt, daß ihr Wachstum durch die letzteren nicht direkt-mechanisch beeinflußt wird. Diese Auffassung findet auch darin

eine Stütze, daß bei *Cytocladus gracilis* die Centralkapsel trotz der Zwölfzahl der Radialstacheln und der quirligen Anordnung der Aeste nur 5 Hauptfortsätze und eine ziemlich regelmäßig-dichotomische Verzweigung aufweist (SCHRÖDER), und daß ferner bei *Cytocladus tricladus* (Fig. 539) die Centralkapsel im Gegensatz zu dem trichotomen Bau der Radialstacheln im ganzen streng dichotomisch verzweigt ist. Angesichts aller dieser Befunde wird man in der That zu der Ansicht geführt, daß die Centralkapsel von *Cytocladus* in ihrer Form nicht direkt durch das Skelett bestimmt wird, sondern daß sie ein autonomes, zu selbständiger dichotomischer Sprossung befähigtes Organellum darstellt, ähnlich, wie dies z. B. für die häutigen Stachelanlagen der Aulacanthiden und anderer Tripyleen gilt.

Auch bei den Cyrtellarien können die Formveränderungen der Centralkapseln bald mehr passiver, bald mehr aktiver Art sein. So wird z. B. bei den Lamprocycladiden die meist vierlappige Gestalt der Centralkapsel sicher durch den vierstrahligen Bau der die Cephalis abschließenden Cortinarplatte bedingt (Syst. Teil, S. 453, Textfig. 88 a), andererseits können aber von den unteren Abschnitten der Centralkapsel-Loben rundliche Partien abgegliedert werden, ohne daß hier irgend eine mechanische Einwirkung des Skelettes erkennbar wäre (Textfig. 89).

Fortpflanzung der Collodarien. Die einzige, nicht zu den Tripyleen gehörige Radiolariengruppe, bei welcher ich eigene Beobachtungen auf dem Gebiete der Kern- und Fortpflanzungsgeschichte gemacht habe, bilden die Collodarien. Insbesondere ist es mir dank einigen glücklichen Funden gelungen, für die Orosphäriden, welche von HAECKEL und BORGERT noch zu den Tripyleen gestellt worden sind, die aber sicher zu den Collodarien gehören, eine größere Strecke des Fortpflanzungscyklus in einer ziemlich vollständigen Reihe zur Darstellung zu bringen. Indem ich wegen aller Einzelheiten auf den Systematischen Teil (S. 415 ff.; vergl. auch 1907 b) verweise, seien hier nur die wichtigsten Phasen des Entwicklungsverlaufes hervorgehoben. Der von zahlreichen „Einzelknäueln" erfüllte Primärkern von *Oroscena* wächst vor der Teilung bedeutend heran, wobei sich die Einzelknäuel successive zu „Chromosomenbläschen" umbilden (S. 423, Textfig. 73 B, C). Nun teilt sich der Primärkern in einen vegetativen oder Dauerkern und in einen Geschlechtskern (D, E, *d* und *g*), von denen der erstere mindestens bis zur Bildung der Sporennester persistiert und dabei die gleichen kerngeschichtlichen Prozesse durchläuft, wie der Primärkern (F—H), während der Geschlechtskern nach mindestens zweimaliger Teilung (F) sich vollkommen desintegriert, wobei die in die Intrasarkode ausgestreuten Einzelknäuel zu den Sporenmutterkernen werden (G). Aus diesen letzteren gehen auf Grund von mitotischen Prozessen einfacher Art die Kerne der Sporennester hervor (H). Angesichts des eigentümlichen Verhaltens des offenbar zur Teilung sich vorbereitenden Dauerkernes (G, H, *d*) ist es als höchst wahrscheinlich zu betrachten, daß „das nämliche *Oroscena*-Individuum zu wiederholten Malen in den Prozeß der Sporenbildung eintritt, so wie ein großer Teil der Metazoen zu periodischer Geschlechtszellenbildung befähigt ist".

Von allgemeinerer Bedeutung ist bei diesen Vermehrungsvorgängen einmal die Thatsache, daß auch bei *Oroscena*, ähnlich wie bei den Aulacanthiden, die Chromosomen sich successive aus dem Grundplasma herausarbeiten, und zwar zunächst in Gestalt von blassen, dünnfädigen Knäueln, welche gegen das übrige Grundplasma deutlich abgegrenzt erscheinen (Taf. LXXVIII, Fig. 549 *a*; Taf. LXXIX, Fig. 558 *a*).

Ferner ist hervorzuheben, daß die Teilkerne, in welche die Geschlechtskerne von *Oroscena* desintegriert werden, eine so große Aehnlichkeit mit den bei anderen Protozoen beobachteten Chromidien haben, daß ich nicht bezweifeln möchte, daß die Befunde bei *Oroscena* und anderen Collodarien auch ein Licht auf die Struktur dieser, wegen ihrer geringen Größe bisher wenig analysierbaren Gebilde werfen.

Die Chromosomen der Radiolarien in der Vererbungslehre.

Bei keiner anderen Protozoengruppe erinnern die Chromosomen so sehr an die klassischen Objekte der Zellenlehre, an die Kernschleifen von *Salamandra*, *Ascaris* und *Lilium*, wie bei den Radiolarien, höchstens könnten noch die Befunde bei einem Myxosporidium *(Sphaeromyxa)*, über welche SCHRÖDER (1907) neuerdings berichtet hat, hinsichtlich der Deutlichkeit der Bilder einen Vergleich aushalten. Es liegt daher nahe, die Chromosomen der Radiolarien von allen denjenigen Gesichtspunkten aus noch einmal kurz zu betrachten, welche bei den neueren Versuchen, die Zellforschung mit der Vererbungslehre näher zu verknüpfen, eine Rolle gespielt haben.

Die Chromosomen speciell der Tripyleen sind während der Teilung faden- oder wurmförmige Gebilde von gleichmäßigem Kaliber und von glatter Oberfläche. Bei ihrem ersten Auftreten haben sie einen spiralig-geschlängelten Verlauf (Textfig. 220 a—b), was offenbar damit zusammenhängt, daß den wachsenden und sich verdickenden Chromosomen innerhalb der abgegliederten Grundplasma-Portionen, in deren peripheren Schichten sie zur Ausbildung kommen, Wachstumswiderstände irgend welcher Art entgegenstehen. Diese schraubenförmige Gestalt tritt auch noch in den mittleren Prophasen an den Einzelfäden der nunmehr längsgespaltenen Mutterchromosomen hervor, und so erinnern während dieser Zeit die verschiedenen, im Tripyleenkern nebeneinander vorkommenden Chromosomentypen außerordentlich an die Ueberkreuzungsfiguren (Strepsinemen), Achter und Ringe, welche für den heterotypischen Teilungsmodus der höheren Tiere und Pflanzen, insbesondere auch für die Prophasen der ersten Reifungsteilung charakteristisch sind (Textfig. 220). Zu der Aehnlichkeit, welche manche bei den Protozoen beobachteten Teilungsvorgänge mit den Reifungsteilungen der Metazoen hinsichtlich der achromatischen Figur haben (1897), kommen also auch sehr weitgehende Uebereinstimmungen bezüglich der Form der chromatischen Elemente. Hierzu gehört übrigens auch die Erscheinung, daß die Chromosomen speciell der Aulacanthiden hinsichtlich ihrer Länge und Dicke im Verlauf der Mitose ganz ähnliche regelmäßige Schwankungen aufweisen, wie sie z. B. bei den Copepoden bei verschiedenen Teilungsakten, vor allem aber während der ersten Reifungsteilung beobachtet werden: insbesondere können, wie bei der letzteren, eine diakinetische Verkürzung und Verdickung, eine metakinetische Verlängerung und nach BORGERT (1900, S. 233) eine abermalige Verkürzung und Verdickung in den Telophasen unterschieden werden.

Die Chromosomen der Tripyleen zeigen in der Regel eine nahezu gleichmäßige Tingierbarkeit, doch treten vielfach in ihrem Innern hellere „Vakuolen“ auf. Die Zahl der letzteren kann in den Telophasen so zunehmen, daß die Chromosomen in ihrer ganzen Länge von einer perlschnurartig angeordneten Reihe von Vakuolen durchsetzt sind und auf diese Weise

scheinbar eine gegliederte Beschaffenheit annehmen (Textfig. 225). Die Struktur dieser Chromatinelemente erinnert dann außerordentlich an das Bild, welches einzelne botanische Autoren von den Chromosomen von *Lilium* gegeben und als Beweis für ihre metamere Gliederung angesehen haben (1907c, S. 35, Fig. 9 u. 10). Indessen konnte namentlich bei den telophasischen Chromosomen von *Challengeria* mit Sicherheit nachgewiesen werden, daß hier nicht etwa eine regelmäßige Aufeinanderfolge von färbbaren, scheibenförmigen „Chromomeren" und nicht-färbbaren Linien-Zwischenscheiben vorliegt, sondern eine Durchsetzung der Chromosomen mit linear angeordneten Vakuolen (1907c, S. 35). Auch die Bilder, welche KARAWAJEW (1895, Fig. 3) für *Aulacantha* gegeben hat und welche eine Zusammensetzung der Chromosomen aus hintereinander gelagerten Kügelchen zeigen, finden wohl in dieser Weise ihre Erklärung.

Querkerben, also Andeutungen eines Segmentierungsprozesses, wurden von mir bei den Tripyleen nicht beobachtet, dagegen tritt, wie oben gezeigt wurde (Textfig. 220), schon in den frühen Prophasen eine wirkliche Längsspaltung der Chromatinfäden hervor, und ebenso ist, wie zuerst von BORGERT angegeben wurde und wie ich selbst bestätigen kann, eine sekundäre Längsspaltung der Tochterfäden durch eine helle, die Chromosomenachse durchziehende Linie angedeutet.

Die einzelnen Chromosomen sowohl der Aulacanthiden, als auch diejenigen von *Oroscena* kommen nicht gleichzeitig, sondern successive zur Entwicklung. Auch diese eigentümliche Heterochronie der Chromosomen kehrt bei einzelnen höheren Tieren und Pflanzen und zwar ebenfalls in den Prophasen der ersten Reifungsteilung wieder (1907c, S. 44). Man wird sich die Frage vorlegen dürfen, ob vielleicht auch ein Teil derjenigen Größen- und Gestaltsverschiedenheiten, welche bei verschiedenen tierischen Objekten als konstante Unterschiede der einzelnen Chromosomen-Individuen beschrieben worden sind, auf eine heterochrone Entwicklung der Chromatinelemente zurückzuführen ist (1907c, S. 43).

Von besonderem Interesse ist die Zahl der Chromosomen der Radiolarien. Schon BORGERT hat für *Aulacantha* angegeben, daß diese Zahl sich mindestens auf 1200 beläuft, und ich selbst konnte bei *Castanidium* auf einem Querschnitt durch den Dyaster mit ziemlicher Sicherheit feststellen, daß die Zahl der Chromosomen zwischen 1500 und 1600 beträgt. Auch bei *Oroscena regalis* konnte berechnet werden, daß von den Einzelknäueln des ruhenden Kernes, deren jeder sich wahrscheinlich zu je einem Chromosom umbildet, nicht weniger als 1600—1800 vorhanden sein müssen. Es handelt sich also ungefähr um die nämliche Zahlengröße, welche für die Chromosomen von *Aulacantha* und *Castanidium* nachgewiesen werden konnte. Diese Chromosomenzahlen sind die größten, welche bisher in der ganzen Organismenwelt aufgefunden wurden. Am nächsten kommt den Radiolarien das Heliozoon *Actinosphaerium*, bei welchem R. HERTWIG (1908, S. 27, 37) schätzungsweise 120—150 Chromosomen berechnet hat, und der Phyllopode *Artemia*, dessen Normalzahl nach BRAUER und PETRUNKEWITSCH 168 beträgt[1]). Schon diese Zusammenstellung weist darauf hin, daß es sich bei der hohen Chromosomenzahl der Radiolarien nicht etwa um ein für die Protozoen charakteristisches oder gar um ein „primitives" Verhältnis handelt. Ersteres ist um so weniger der Fall, als bei mehreren anderen Protozoen verhältnismäßig wenige Chromosomen beobachtet wurden (1907c, S. 68). Vielmehr steht die große

1) Vergl. hierzu: C. ARTOM, Il numero dei cromosomi e la maturazione dell' uovo dell' Artemia etc. Biologica, Vol. I, 1906.

Chromosomenzahl der Radiolarien offenbar mit dem außerordentlichen Volumen des Kernes und Weichkörpers dieser hochspezialisierten Protozoen im Zusammenhang. Man wird dabei nicht bloß an die Ausführungen von R. HERTWIG und BOVERI über die „Kernplasmarelation" erinnert, sondern es scheint auch ein kürzlich von RAUBER (1908) ausgesprochener Gedanke in gewissem Sinne berechtigt zu sein, wonach man bezüglich der Chromosomenverhältnisse nicht einen Protisten mit der Einzelzelle eines Metaphyton oder Metazoon vergleichen darf. Man müsse „vielmehr die ganzen Individuen der verschiedenen Abteilungen der Lebewesen miteinander vergleichen, wenn es auf die Beurteilung der Ausstattung ankommt". Dann stehen aber den 1200 oder 1600 Chromosomen der Radiolarien viele Billionen Chromosomen auf der anderen Seite gegenüber.

Bei der Sporenbildung von *Oroscena* findet in dem Maße, als der Geschlechtskern sich fragmentiert (desintegriert), eine allmähliche Abnahme der Einzelknäuel und damit der Chromosomenzahl statt; und so habe ich bei den Teilungen der Sporenmutterkerne nur noch 15—20 körnchenförmige Chromosomen zählen können. Hier tritt uns also ein Reduktionsprozeß in großem Stil entgegen, der im Prinzip insofern mit einer „Reduktionsteilung" zu vergleichen wäre, als man das Auseinanderweichen von Chromosomen ohne vorhergegangene Längsspaltung als das charakteristische Merkmal einer Reduktionsteilung bezeichnen kann (1907 c, S. 68, 103). Die Wiederherstellung der Zahl der Einzelknäuel kann wohl nur so gedacht werden, daß bei der Umbildung der mono- oder oligochromosomalen Schwärmer (?Zygoten) zur polychromosomalen jugendlichen *Oroscena* innerhalb des Kernes ein Vermehrungsvorgang irgend welcher Art sich abspielt. Vielleicht handelt es sich dabei um ähnliche Prozesse, wie diejenigen, denen die regelmäßig-geometrischen Zahlenreihen, welche durch die Chromosomenzahlen vieler Metazoen und Metaphyten gebildet werden (2—4—8—16 . . ., 6—12—18—24 . . . .) ihre phylogenetische Entstehung verdanken (1907 c, S. 66).

Angesichts der vielen Aehnlichkeiten, welche die Chromosomen der Radiolarien mit denjenigen der höheren Organismen zeigen, erhebt sich die Frage, ob wir bei ersteren während der vegetativen Teilungsprozesse eine Kontinuität der Chromosomen-Individuen im Sinne der Individualitätshypothese annehmen dürfen. Eine erste Voraussetzung hierfür würde sein, daß die Zahl der Chromosomen bei unserem Objekte konstant ist oder wenigstens nur gesetzmäßige, etwa im Rahmen einer geometrischen Reihe sich haltende Schwankungen aufweist. Ob dies zutrifft, läßt sich zur Zeit nicht sagen. Die Angabe von BORGERT (1900, S. 229, 242), daß die Menge des Chromatins in den Aequatorialplatten der einzelnen Individuen eine verschiedene und die Zahl der Kernsegmente durchaus keine konstante sei, ist zu unbestimmt, als daß sich damit die Individualitätshypothese in unserem Falle widerlegen ließe.

Wichtiger ist das Schicksal der Chromosomen in den Telophasen und ihre Entstehung in den ersten Prophasen. Es muß hier gesagt werden, daß die Umstände, unter denen sich das Verschwinden und Wiederauftauchen der Chromosomen vollzieht, allerdings recht gut mit den Voraussetzungen der Individualitätshypothese im Einklang stehen, und daß sich insbesondere auch die bei den Radiolarien so augenfällig hervortretende Erscheinung der Heterochronie vielleicht besser vom Boden dieser Lehre, als beispielsweise von der neuerdings von FICK aufgestellten Manövrierhypothese aus verstehen läßt. Insbesondere dürften die bei den Aulacanthiden bekannt gewordenen telophasischen und prophasischen Umwandlungsprozesse (Textfig. 218—224)

speciell für diejenige Form der Individualitätshypothese eine Stütze bilden, welche die Kontinuität der Kernsegmente nicht in die Chromatinkörnchen, sondern in das „achromatische" Grundplasma verlegt (Achromatinhypothese, 1907c, S. 24).

Was zum Schluß die Funktion der Chromosomen und des ruhenden Kernes anbelangt, so vermag ich nichts Neues vorzubringen. Die Ergebnisse der bekannten, von VERWORN (1889) an *Thalassicolla* ausgeführten Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kern und Zellleib lassen die Hoffnung berechtigt erscheinen, daß der Radiolarienkern der Experimentalforschung noch mannigfache Angriffspunkte bieten wird, und einer der Wünsche, die sich mir im Laufe meiner Untersuchung aufgedrängt haben, geht dahin, bei *Thalassicolla* oder einem ähnlichen Objekte die Frage nach der ernährungs- und vererbungsphysiologischen Rolle des Kernes wieder aufzunehmen.

Daß der Kern der Radiolarien in ernährungsphysiologischer Hinsicht nicht bloß ein Laboratorium, sondern auch ein Stoffmagazin ist (vergl. RHUMBLER, 1902, S. 291), das zeigen deutlich die in ihm abgelegten Depots von anscheinend nicht-organisierten Stoffen, z. B. die nucleolus-ähnlichen Binnenkörper und die vorläufig als „Fettträubchen" bezeichneten Körnchenhaufen der Tripyleenkerne. Bezeichnend ist dabei, daß diese im Kerninnern nachzuweisenden Ablagerungen offenbar ganz anderer Natur sind als die in der Centralkapsel und in der extrakapsulären Sarkode sich ansammelnden Zwischen- und Endprodukte des Stoffwechsels. In der That werden weder im Kern der Collodarien die mannigfach gestalteten „Konkretionen" (Taf. LXXVII, Fig. 543, 544; Taf. LXXVIII), die man regelmäßig in der Intrasarkode antrifft und welche offenbar die Bedeutung von Reservestoffen haben, noch im Tripyleenkern die als Phäodellen bezeichneten Sekrettropfen [1]) angetroffen. Aehnliche Gegensätze bestehen auch zwischen der Intra- und Extrasarkode. Aus der Verschiedenheit der Ablagerungen ergiebt sich aber, daß auch die Stoffwechelvorgänge in den drei konzentrisch gelagerten Plasmasorten des Radiolarienkörpers (Kern, Intrasarkode, Extrasarkode) wesentlich verschiedener Natur sind, und so stellen alle diese drei Zonen drei gesonderte Laboratorien dar, welche wohl ihre Produkte aneinander abgeben, in denen aber mit ganz verschiedenen chemischen Mitteln und Reaktionen gearbeitet wird.

Inwieweit der Kern die in der Extrasarkode sich abspielenden Formbildungsprozesse und damit die Vererbung der Form beeinflußt, das entzieht sich noch unserer Kenntnis. Nur eines wird man vielleicht von vornherein sagen dürfen. Betrachtet man auf der einen Seite den großen, monoton gebauten Tripyleenkern mit über 1000 Chromosomen, auf der anderen Seite den anisotropen, nach verschiedenen Richtungen zu verschiedenartigen Differenzierungen befähigten extrakapsulären Weichkörper — von welchem einzelne Teile, nämlich die „häutigen Stachelanlagen", morphologisch abgegliedert und selber in hohem Maße physiologisch selbständig (autonom) erscheinen —, so wird man mit der Möglichkeit rechnen dürfen, daß „die Kernplasmabeziehungen im weitesten funktionellen Sinne in der polychromosomalen, mehrseitig differenzierten Radiolarienzelle andere sind, als in der oligo- und heterochromosalen, meist einseitig differenzierten Metazoenzelle" (1907, S. 161; 1907c, S. 8), daß also der Anteil von Kern und Zellplasma an den Formbildungs- und

1) Vergl. dagegen die oben (S. 543) citierte, vereinzelte Beobachtung von BORGERT.

Vererbungserscheinungen bei den Radiolarien nicht ganz der nämliche ist, wie in anderen Stämmen der Organismenwelt. Daraus würde sich aber die Notwendigkeit ergeben, bei der wechselseitigen Uebertragung experimentell gewonnener Ergebnisse besondere Vorsicht walten zu lassen.

Schlusswort.

Der Formenreichtum der Radiolarien.

In der Einleitung zum Allgemeinen Teil dieser Arbeit wurde hervorgehoben, daß derjenige Charakterzug der Radiolarien, welcher neben der geometrischen Regelmäßigkeit vieler Skelette am meisten in die Augen fällt, der große Reichtum an divergierenden und teilweise hochspecialisierten Formen ist. Auch in den folgenden vier Hauptabschnitten hat, jedesmal bei anderer Fragestellung, die Verschiedenheit der Form den eigentlichen Mittelpunkt der Betrachtung gebildet, und es bleibt also zum Schluß noch übrig, nach dieser speciellen, vorwiegend deskriptiven Behandlung, auch vom Boden der allgemeinen Entwicklungstheorie aus eine Erklärung für die Entstehung des Formenreichtums zu versuchen.

Nachdem schon im letzten Abschnitt von den Variationen als den Grundlagen der phylogenetischen Entwicklung die Rede war, soll also jetzt von den Ursachen der stammesgeschichtlichen Formdifferenzierung gesprochen werden.

Bei der ontogenetischen Untersuchung des Radiolarienskelettes wurden die bei der Formbildung wirksamen Einzelprozesse, insbesondere die Sekretions- und Sprossungsvorgänge, als physiologisch oder vital bezeichnet, mit der Fiktion, daß nach und nach wohl ihre Auflösung in einfachere Komponenten physikalischer und chemischer Natur gelingen oder daß sich wenigstens unter den bei anorganischen Körpern vorkommenden Umsetzungs- und Wachstumsvorgängen augenscheinliche Homologien herausstellen werden. Ob auch nur dieses letztere Ziel erreichbar ist, mag bei manchen Formverhältnissen zweifelhaft erscheinen, so bei den erblichen Asymmetrien im Falle unvollständiger Trichotomie (*Coelechinus, Cytocladus,* S. 645), bei gewissen asymmetrischen Abnormitäten (*Auloceros arborescens trigeminus,* S. 588), bei den sympodial verzweigten Ankerfädchen (S. 647). Jedenfalls kann aber von diesem heuristisch-mechanistischen Standpunkt aus der Versuch gemacht werden, auch die stammesgeschichtliche Entstehung des Formenreichtums ausschließlich aus bekannten Verhältnissen, insbesondere aus den Beziehungen zwischen Organismus und Außenwelt abzuleiten.

Zwei Umstände sind es aber, welche bei den Radiolarien, ebenso wie bei allen überwiegend marin-planktonischen Organismengruppen einem solchen Erklärungsversuch im Wege zu stehen scheinen, die monotone Beschaffenheit des Mediums und die mangelnde oder unvollständige Isolation der Wohnbezirke.

Die Monotonie des Mediums macht sich bei den Radiolarien und speciell bei den vorwiegend tiefenbewohnenden Tripyleen nicht bloß in der relativen Einförmigkeit der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Wassers, sondern auch in der weitgehenden Uebereinstimmung der Nahrung geltend, und zwar kommen dabei nicht nur die Verhältnisse in Betracht, wie sie in der Gegenwart innerhalb der verschiedenen Oceane und insbesondere ihrer Tiefenregionen bestehen, sondern es ist, soviel wir wissen, auch für die ganze Reihe der geologischen Perioden eine große Konstanz der äußeren Faktoren anzunehmen. Allerdings glaubt die heutige Geologie[1]) zugeben zu müssen, daß im Laufe der Erdperioden Temperaturschwankungen vorgekommen sind, sei es infolge der wechselnden Verteilung von Wasser und Land und der dadurch bewirkten Stromablenkungen, sei es im Zusammenhang mit Oscillationen der Erdachse oder mit Veränderungen im Kohlensäuregehalt der Atmosphäre. Doch könnte es sich, wenigstens im ersteren Falle, nur um lokale und in allen Fällen höchstens um kleine, auf wenige Grade sich belaufende Unterschiede handeln, für die Gesamtheit des Wassers aber sind schwerlich Temperaturveränderungen von beträchtlichem Umfange anzunehmen.

Entsprechendes dürfte aber auch für die chemische Zusammensetzung des Wassers und für die pflanzliche Nahrung der Radiolarien gelten. In ersterer Hinsicht sind wenigstens im offenen Ocean weder örtliche noch zeitliche Schwankungen in größerem Umfang anzunehmen, und was die Zusammensetzung des Phytoplanktons anbelangt, so sind die Diatomeen aus den Gattungen *Fragilaria* und *Coscinodiscus*, die sich im Phäodium so vieler Tripyleen als wesentliche Nahrungsbestandteile vorfinden, mindestens schon in den tertiären Meeren verbreitet gewesen.

Und doch dürften die Ergebnisse des II. Abschnittes, in welchem sehr enge Beziehungen zwischen der Form der Radiolarien und den Temperaturverhältnissen nachgewiesen werden konnten, zu dem Schlusse berechtigen, daß selbst geringe Temperaturschwankungen, wie sie möglicherweise in den einzelnen größeren Meeresgebieten im Laufe der geologischen Perioden aufeinander gefolgt sind, eine sehr wichtige Rolle bei der Artbildung und bei der Entfaltung des Formenreichtums gespielt haben. Daß auch geringfügige Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers einen ähnlichen Einfluß ausüben könnten, darauf weist nicht nur die große Empfindlichkeit hin, welche manche Objekte der entwicklungsmechanischen Forschung gegenüber verschiedenen Salzgemischen gezeigt haben, sondern auch eine Beobachtung, welche Bütschli bei den Acantharien gemacht hat (1906). Danach bauen diese Radiolarien ihr Skelett im wesentlichen aus Strontiumverbindungen auf und sind also von einem Elemente abhängig, welches zwar direkt im Meerwasser (und ebenso im Kesselstein der Dampfer und in der Asche von *Fucus*) nachweisbar ist[2]), aber im Ocean jedenfalls nur in so geringer Menge auftritt, daß sein Vorkommen in den chemischen Analysen des Meerwassers weder einen zahlenmäßigen Ausdruck findet noch überhaupt erwähnt zu werden pflegt[3]).

1) Für freundliche Beratung in diesen Fragen bin ich meinem verehrten Kollegen, Prof. Sauer, zu Dank verpflichtet.
2) J. Roth, Allgemeine und chemische Geologie, Bd. I, Berlin 1879.
3) Vergl. z. B. A. Sauer, Mineralkunde, S. 115; M. Neumayr, Erdgeschichte, Bd. I, S. 545.

Was den zweiten der vorhin erwähnten Faktoren, die Isolation, anbelangt, so pflegt ihr fast von allen neueren Biologen und Thiergeographen eine größere oder geringere Rolle bei der Artbildung zugeschrieben zu werden. Bei einigen Formen, z. B. bei den Bewohnern der Hochgebirge, tritt ja diese Bedeutung unmittelbar zu Tage[1]). Aber auch innerhalb kleinerer Gebiete, welche nur durch Bodenerhebungen, durch die Verteilung der Vegetation und andere lokale Schranken gegliedert erscheinen, kann sich die Wirkung der Isolation geltend machen, wie dies z. B. von GULICK für die Achatinellen von Oahu (Sandwich-Inseln) angenommen wurde (vergl. WEISMANN, 1904, 2. Bd., S. 246; PLATE, 1907).

Bei den Radiolarien und speciell bei den Tripyleen dürfte nun, wie bei anderen marinplanktonischen Organismen, die Wirkung der Isolation in der That weniger bemerkbar sein als bei terrestrischen, littoralen und limnetischen Formen. Indessen ist kaum zu bezweifeln, daß dieser Faktor auch bei den Radiolarien eine Bedeutung für die Artbildung hat. Möglicherweise wird einmal die genauere Untersuchung der tiefer lebenden Tripyleen des Mittelmeeres bessere Anhaltspunkte für diese Annahme gewähren, da ja bekanntlich die Tiefenregionen des Mittelmeerbeckens durch eine vorgelagerte, zwischen Cap Trafalgar und Cap Spartel sich erstreckende Barre von denen des Oceans abgetrennt sind. Auf alle Fälle legen aber die Beobachtungen, welche SCHIMPER an den Peridineen der atlantischen Meeresströmungen gemacht hat (vergl. S. 566), die Vorstellung nahe, daß auch bei den offenbar in hohem Maße temperaturempfindlichen Radiolarien die verhältnismäßig scharfen Abgrenzungen zwischen polaren und warmen Stromgebieten oder auch die besonderen Verhältnisse mancher Stromwirbel eine isolierende und im Zusammenhang damit eine artbildende Wirkung ausüben können.

Wenn sich also bei unserem Versuche, den Formenreichtum mit den Verhältnissen der Außenwelt in Zusammenhang zu bringen, weder aus der relativen Monotonie des Mediums noch aus der unvollständigen Isolation der Wohnbezirke allzu große Schwierigkeiten zu ergeben scheinen, so erhebt sich die weitere Frage: besteht bei den Radiolarien der Einfluß des äußeren Mediums mehr in der Erzeugung von nicht-erblichen Standorts- oder Klimavariationen, oder haben wir eine accumulative Wirkung der sich verändernden Lebensbedingungen im Sinne LAMARCK's oder endlich eine weitgehende Beherrschung der Formbildung durch die Selektion anzunehmen?

Als Beispiele für Standortsmodifikationen können die in den Mischwassergebieten auftretenden Skelettabnormitäten betrachtet werden (S. 598). Bei diesen Vorkommnissen, die allerdings mehr pathologischer Natur sind, dürfte es sich in der That um einen direkten Einfluß des Mediums auf die Skelettbildung der einzelnen Individuen handeln.

Daß ferner die Annahme einer Artbildung im Sinne LAMARCK's bei Einzelligen auf geringere theoretische Schwierigkeiten stößt als bei den Vielzelligen, wird seit den Ausführungen WEISMANN's über diesen Gegenstand wohl allgemein anerkannt. Speciell bei der Vermehrung von *Aulacantha* und anderer mit isolierten Skelettstücken ausgestatteten Radiolarien stellen sich die Tochterindividuen nicht bloß in morphologischer Hinsicht als augenscheinliche „Fortsetzungen des Mutterwesens" (WEISMANN) dar, sondern sie setzen bei ihrem weiteren Wachstum, bei der Vervollständigung ihrer Stachel-Armatur, ihres Phäodiums, ihres Alveolarapparates, einfach die sekretorischen Thätigkeiten des Mutterindividuums fort, so daß sich hier, deutlicher vielleicht als bei anderen

1) Ein besonders schönes Beispiel bilden die echten Steinböcke vom Subgenus *Ibex* mit ihren zahlreichen, auf die Hochgebirge der alten Welt verteilten geographischen Unterarten. Vgl. DÖDERLEIN, 1902, S. 421.

Protozoen, auch in den Formgestaltungsprozessen die physiologische Kontinuität ohne weiteres nachweisen läßt. Man kann sich also hier leicht denken, daß Eindrücke, welche das Mutterindividuum empfangen hat, so nachhaltig sein können, daß ihre Wirkung auch den Teilungsakt überdauert und die formgestaltende Thätigkeit der Tochter- und Enkelindividuen beeinflußt. So könnte z. B. angesichts der Erscheinung, daß zusammenwohnende, verschiedenen Abteilungen angehörige Arten in einfacheren Formverhältnissen, vor allem in der Körpergestalt, auffällige, teleologisch nicht zu deutende Konvergenzen aufweisen (S. 575), an eine accumulierende Wirkung der Lebensbedingungen gedacht werden. Daß aber eine weiter gehende oder gar eine uneingeschränkte Anwendung des LAMARCK'schen Erklärungsprinzips sofort auf Hindernisse stößt, ergiebt sich aus einer Gegenüberstellung der beiden Hauptresultate dieser Arbeit, d. h. wenn man berücksichtigt, daß das Radiolarienskelett einerseits bis in die kleinsten Einzelheiten und nach allen Richtungen hin (Größe, Gesamtform, derbe oder zarte Beschaffenheit, Zahl, Länge und Verzweigungsweise der Radialstacheln u. s. w.) „angepaßt" ist, und daß andererseits seine Entstehung nicht auf einem einfachen Abscheidungs- und Erhärtungsvorgang, sondern auf dem Zusammenwirken mehrerer, relativ selbständiger Einzelprozesse beruht. Denn so eng zusammengedrängt und innig verbunden alle jene Anpassungseinrichtungen im Radiolarienkörper auch sind, und so gering auch die Zahl der Entwicklungsetappen ist, welche zwischen dem formbildenden Plasma und dem fertigen Skelettzustand liegen, so treten doch auch bei diesen einzelligen Organismen jene Schwierigkeiten deutlich hervor: sind wir doch außer stande, uns einen einzelnen äußeren Naturfaktor oder eine Gruppe von solchen oder irgend eine Form des „Gebrauchs und Nichtgebrauchs" vorzustellen, durch welche die Gesamtheit der verhältnismäßig selbständigen, ontogenetischen Elementarprozesse derart abgeändert werden könnte, daß dem ganzen Komplex von Anpassungseinrichtungen seine morphologische und funktionelle Harmonie erhalten bliebe!

Welchen Einfluß wir aber auch der direkten (accumulierenden, progressiven) Wirkung des äußeren Mediums zuschreiben, auf alle Fälle wird schon bei der Bildung und Erhaltung geringfügiger Abänderungen, bei der Entstehung der Vertikalrassen und geographischen Unterarten der Selektion eine sehr wichtige Rolle zuzuschreiben sein. Aus theoretischen Gründen ist aber dann anzunehmen, daß sie bei weitergehender Divergenz der Formen, bei der Entfaltung des eigentlichen Formenreichtums in noch höherem Maße eine entscheidende Bedeutung besitzt.

Von diesen allgemeinen Voraussetzungen aus könnte man sich dann vorstellen, daß verschiedene besondere Momente die Formdifferenzierung begünstigen.

Wie gezeigt wurde, ist das Radiolarienskelett als eine sehr komplizierte und auf kompliziertem Wege entstandene Anpassungseinrichtung aufzufassen, deren Einzelteile harmonisch miteinander verbunden, säulen- und druckfest, elastisch und möglichst leicht sein müssen und die verschiedensten Funktionen zu erfüllen haben. Es werden also schon kleine Abänderungen des einen Merkmals oder des einen formbildenden Mittels notwendig eine korrelative Abänderung mehrerer anderer Merkmale und formbildender Mittel im Gefolge haben müssen, damit dem Körper seine Schwebfähigkeit und Druckfestigkeit erhalten bleibt, und so werden schon bei geringen Schwankungen in der Beschaffenheit des Mediums die Anpassungsprozesse zu sehr beträchtlichen und sehr mannigfaltigen Veränderungen in der Zusammensetzung des Artbildes führen können (1906 b,

S. 50). So wurde an dem wiederholt besprochenen, vielseitig-monströsen *Aulosphaera*-Skelett (S. 599, Textfig. 175; S. 664) gezeigt, daß Abänderungen endogenen oder exogenen Ursprunges, welche einen einzelnen Elementarfaktor, z. B. die Oberflächenspannung der häutigen Stachelanlage, betreffen, allerdings nach einer bestimmten Richtung hin eine Annäherung an den Castanelliden-typus bewirken können, daß aber offenbar eine harmonische Neubildung nur bei gleichzeitiger Abänderung einer ganzen Reihe von Verhältnissen entstehen könnte.

An zweiter Stelle wird man berücksichtigen dürfen, daß die kleinen Temperaturschwankungen, wie sie in den einzelnen Meeresgebieten im Laufe der geologischen Perioden aufeinander gefolgt sind, die Radiolarien jedesmal auf einer anderen Organisationsstufe angetroffen haben und daß daher ihre modellierende Wirkung immer wieder eine verschiedene sein mußte. Wir können auch sagen: weil bei den Radiolarien die Wirkungen der zeitlichen und örtlichen Temperaturveränderungen und überhaupt der äußeren Faktoren nicht als direkte Umprägungen der Form gedacht werden können, sondern weil sich speciell die Skelettstrukturen ihnen anpassen müssen, so werden bei abwechselnden Temperaturerhöhungen und -erniedrigungen die Formen nicht mit oscillierenden Bewegungen um einen mittleren Typus antworten, sondern eine fortschreitende Entwicklung und damit eine zunehmende Divergenz aufweisen. Das Keim- oder Artplasma ist eben, wie dies von WEISMANN (1904, S. 277 ff.) in seiner Theorie von der Germinalselektion angenommen und auch von PLATE (1907, S. 585) neuerdings ausgeführt wurde, eine historische Substanz, welche bei einer Umkehr der äußeren Bedingungen nicht ohne weiteres auf den früheren Zustand zurücksinkt, sondern sich in der Regel noch weiter vom Ausgangspunkt entfernen wird.

Zwei Beispiele mögen dies Verhältnis veranschaulichen.

Es lassen sich Gründe für die Annahme anführen, daß innerhalb der Großart *Aulospathis variabilis* die Varietäten *aulodendroides* mit monopodial verzweigten Stacheln (Taf. VII, Fig. 70 71, 76), *triodon-diodon* mit doppelter Quirlstellung (Fig. 78, 79) und *monodon* mit ihrem auf einen Terminalast reduzierten Endquirl (Fig. 80) eine phylogenetische Reihe bilden. Innerhalb dieser Reihe bedingt der Bau der Stacheln beim ersten und dritten Glied eine vermehrte, beim zweiten eine verringerte Oberflächenvergrößerung und Schwebefähigkeit. Es würde sich also daraus ergeben, daß die Vorfahren speciell von *Au. variabilis monodon* zuerst aus einem wärmeren, dünneren Medium in ein kühleres, dichteres übergegangen und dann wieder in ein wärmeres Medium zurückgekehrt sind. Thatsächlich finden wir auch, daß die Varietät *aulodendroides* in den eigentlich tropischen Meeresgebieten, also in den vermutlichen Stammsitzen der Gattung, zu Hause ist, daß die Unterart *triodon-diodon* das Tiefenkühlwasser der gemäßigten und kalten Meeresgebiete bewohnt, *monodon* dagegen auch in den höheren, etwas mehr durchwärmten Schichten der letzteren vorkommt (Syst. Teil, S. 81). Beim Uebergang in diese hat also keine Rückkehr zur ursprünglichen monopodialen Form stattgefunden, sondern es hat sich von der zweiquirligen Etappe aus ein neuer Typ herausgebildet.

In ähnlicher Weise sind vielleicht innerhalb der Familie der Medusettiden aus den kleinen, beschalten Oberflächenbewohnern (*Medusetta-* und *Euphysetta*-Arten) zunächst die großen, mit mächtigem Skelett ausgestatteten Tiefenkühlwasserformen (*Planktonetta* u. a.) und aus diesen wieder bei abermaliger Anpassung an wärmere, dünnere Schichten unter Rückbildung und Wegfall des Skelettes die zuerst von BORGERT beschriebenen Atlanticelliden entstanden.

Als ein dritter Faktor, welcher bei der Entstehung des Formenreichtums der Radiolarien eine Rolle gespielt haben mag, darf möglicherweise ein polyphyletischer Ursprung der größeren Abteilungen betrachtet werden. Für die außerordentliche Formendivergenz, welche innerhalb der Ordnung der Tripyleen in augenfälliger Weise hervortritt, käme freilich diese Hilfsannahme nicht in Betracht, da für die Tripyleen, wie der einheitliche Aufbau der hochspecialisierten Centralkapsel zeigt, sicherlich ein monophyletischer Ursprung anzunehmen ist. Wohl aber könnte z. B. daran gedacht werden, daß verschiedene Ordnungen oder Legionen, vielleicht auch die einzelnen Hauptabteilungen der Nassellarien selbständige Stämme darstellen, welche getrennt voneinander aus skelettlosen Protozoengruppen hervorgegangen sind, und in diesem Falle wäre nicht bloß der große Formenreichtum, sondern vor allem auch das Nebeneinandervorkommen so vieler weit divergierender Formen an derselben Oertlichkeit dem Verständnis nähergerückt, wie dies auch schon für andere marine Organismengruppen dargelegt worden ist[1]).

Mittels dieser drei Hilfsannahmen könnte vielleicht die Erscheinung des Formenreichtums eine teilweise Erklärung finden. Gerade bei den Radiolarien, also bei einem der klassischen Objekte der vergleichend-phylogenetischen Untersuchung, läge es wohl nahe, diesen Erörterungen einen noch größeren Raum zu gewähren, aber es würde damit der Kreis derjenigen Fragen zu weit überschritten werden, für deren Beantwortung die Ausbeute einer Expedition, und sei sie auch so reichhaltig wie die der „Valdivia", entscheidendes Material liefern könnte.

Wenn mir also auch die phylogenetische Erklärung des Formenreichtums als das ideale Ziel der Untersuchung vorschwebte, so mußte doch der Schwerpunkt der Untersuchung auf anderem Gebiete liegen. So habe ich es denn als Hauptaufgabe des Allgemeinen Teiles angesehen, direkt an die Beobachtungen anzuknüpfen und den Boden für die Experimentalforschung vorzubereiten durch den Nachweis, daß nicht wenige Sätze der allgemeinen Formenphysiologie und Entwicklungsgeschichte, der Vererbungs- und Variationslehre eine lehrreiche Anwendung und einige Probleme wohl auch eine neue Beleuchtung finden, wenn man sie aus der Welt der Vielzelligen überträgt auf die gestaltenreiche Gruppe der einzelligen Radiolarien.

1) So hat z. B. auch REINKE (1903, S. 52) die Thatsache, daß im Stillen Ocean so ziemlich alle morphologischen Typen der Laminariaceen vielfach an denselben Standorten durcheinander wachsen, durch Annahme einer polyphyletischen Entwicklung verständlich zu machen gesucht.

Stuttgart, November 1908.

Litteraturverzeichnis zum Allgemeinen Teil.

BERGT, W. (1905), Radiolarienführende Kieselschiefer im „Kambrium" von Tharandt in Sachsen. Centralbl. Min. Geol. Pal., 1905.

BERTHOLD, G. (1882), Ueber die Verteilung der Algen im Golf von Neapel etc. Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. III, 1882.

BLOCHMANN, F. (1906), Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XC, 1906.

BORGERT, A. (1891), Ueber Dictyochiden, insbesondere über *Distephanus speculum*, sowie Studien an Radiolarien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LI, 1891.

— (1892), Vorbericht über einige Phäodarien- (Tripyleen-)Familien der Plankton-Expedition. Erg. Plankt.-Exp., Bd. I, A, Kiel u. Leipzig 1892.

— (1896), Zur Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien (Phäodarien). Zool. Anz., Jahrg. 19, 1896.

— (1896 a), Fortpflanzungsverhältnisse bei tripyleen Radiolarien (Phäodarien). Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1896.

— (1900), Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von *Aulacantha scolymantha* H. I. Teil. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XIV, 1900.

— (1905), Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Tuscaroridae. Erg. Plankt.-Exp., Bd. III, L. h. 2, 1905.

— (1907), Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Concharidae. Erg. d. Plankt.-Exp., Bd. III, L. h. 5, 1907.

BRANDT, K. (1885), Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoëen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 13. Monogr., Berlin 1885.

— (1890), Neue Radiolarienstudien. Mitt. Ver. Schlesw.-Holst. Aerzte, Heft 12, 1890.

— (1892), Ueber Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. Erg. Plankt.-Exp., Bd. I, A, 1892.

— (1897). Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. I. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. (Syst. Abt.), Bd. IX, 1897.

— (1902), Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. Prot., Bd. I, 1902.

BÜTSCHLI, O. (1883), Beiträge zur Kenntnis der Radiolarienskelette, insbesondere der der Cyrtida. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1883.

— (1904), Beobachtungen über eigentümliche Sprungsysteme von großer geometrischer Regelmäßigkeit. Verh. Naturhist. Ver. Heidelb., N. F. Bd. VII, 1904.

— (1906), Ueber die chemische Natur der Skelettsubstanz der Acantharia. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.

CHUN, C. (1897), Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton, Stuttgart 1897.

— (1900), Aus den Tiefen des Weltmeeres, 1. Aufl., Jena 1900.

— (1903), Dasselbe, 2. Aufl., Jena 1903.

— (1904), Die vertikale Verbreitung des marinen Planktons. Compte-rendu 6me Congr. intern. Zool. Berne, 1904.

DAHL, F. (1894), Ueber die horizontale und vertikale Verbreitung der Copepoden im Ocean. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1894.

DAVID, T. W. EDGEWORTH and HOWCHIN, WALTER (1897), Note on the Occurrence of Casts of Radiolaria in Pre-Cambrian (?) Rocks, South Australia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. XXI, 1897.

DAVID, T. W. E. (1897 a), The Occurrence of Radiolaria in Palaeozoic Rocks in N. S. Wales. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. XXI, 1897.

Döderlein, L. (1902), Ueber die Beziehungen nahe verwandter „Tierformen" zu einander. Zeitschr. f. Morph., Bd. IV, 1902.

Dreyer, F. (1892), Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde. Jen. Zeitschr., Bd. XXVI, 1892.

Driesch, H. (1906), Die Physiologie der tierischen Form. Ergeb. d. Phys., Jahrg. 5, 1906.

Duncker, G. (1899), Wesen und Ergebnisse der variationsstatistischen Methode in der Zoologie. Verh. Zool. Ges., 1899.

Ebner, V. v. (1887), Ueber den feineren Bau der Skelettteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. XCV, 1. Abt., 1887.

Elpatiewsky, W. (1907), Zur Fortpflanzung von *Arcella vulgaris* Ehrbg. Arch. f. Protistenkunde, Bd. X, 1907.

Fruhwirth, C. (1905), Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Bd. I, Berlin 1905.

Fuchs, Th. (1883), Beiträge zur Lehre über den Einfluß des Lichtes auf die bathymetrische Verbreitung der Meeresorganismen. Verh. Geol. Reichsanstalt Wien, No. 2, 1883.

Giesbrecht, W. (1892), Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora d. G. v. N., 19. Monogr., 1892.

— (1902), Copepoden. Résult. Voy. Belgica, R. 10, Anvers 1902.

Haeckel, E. (1862), Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie, Berlin 1862.

— (1872), Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Berlin 1872.

— (1887), Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Chall. Rep., Zool., Vol. XVIII, 1887.

— (1887 a), Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. 2. Teil. Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien, Berlin 1887.

— (1894), Systematische Phylogenie, I. Teil, Berlin 1894.

— (1906), Prinzipien der generellen Morphologie der Organismen, Berlin 1906.

Haecker, V. (1897), Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. XVII, 1897.

— (1904), Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition. Verh. Zool. Ges., 1904.

— (1904 a), Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Jen. Zeitschr., Bd. XXXIX, 1904.

— (1905), Finales und Kausales über das Tripyleenskelett. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXXIII, 1905.

— (1906), Zur Kenntnis der Challengeriden. Vierte Mitt. über die Trip.-Ausbeute d. Deutsch. Tiefsee-Exp. Arch. Prot., Bd. VII, 1906.

— (1906 a), Zur Kenntnis der Castanelliden und Porospathiden. Fünfte Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia"-Ausbeute. Arch. Prot., Bd. VIII, 1906.

— (1906 b), Ueber die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. Sechste Mitt. etc. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1906.

— (1906 c), Ueber einige große Tiefsee-Radiolarien. Siebente Mitt. über die Radiolarien der „Valdivia"-Ausbeute. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.

— (1907), Zur Statik und Entwicklung des Cölographidenskelettes. Achte Mitt. etc. Arch. Prot., Bd. IX, 1907.

— (1907 a), Altertümliche Sphärellarien und Cyrtellarien aus großen Meerestiefen. Neunte Mitt. etc. Arch. Prot., Bd. X, 1907.

— (1907 b), Ueber Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Zehnte Mitt. etc. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1907.

— (1907 c), Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. Zool., Bd. I, 1907.

— (1908), Ueber die lebende Substanz. Jahresh. Ver. Vat. Naturk. Württemberg, 1908.

Hertwig, O. (1906), Allgemeine Biologie, Jena 1906.

Hertwig, R. (1876), Zur Histologie der Radiolarien, Leipzig 1876.

— (1879), Der Organismus der Radiolarien, Jena 1879.

— (1898), Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. Abh. Bayer. Akad. Wiss., 2. Kl., Bd. XIX, 3. Abt., 1898.

Hinde, Geo. Jennings (1890), Notes on Radiolaria from the Lower Palaeozoic Rocks (Llandeils-Caradoc) of the South of Scotland. Ann. and Mag. Nat. Hist., (6) Vol. VI, 1890.

HINDE, GEO. JENNINGS (1899), On the Radiolaria in the Devonian Rocks of New South Wales. Quart. Journ. Geol. Soc. London, Vol. 55, 1899.

IMMERMANN, F. (1904), Die Tripyleenfamilie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition. Erg. Plankt.-Exped., Bd. III, L. h., 1904.

JENNINGS, A. V. (1899), The Geology of the Davos District (Switzerland). Quart. Journ. Geol. Soc. London, Vol. LV, 1899.

KARAWAJEW, W. (1895), Beobachtungen über die Struktur und Vermehrung von *Aulacantha scolymantha* HAECK. Zool. Anz., Jahrg. 18, 1895.

KARSTEN, G. (1905), Das Phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. II, 2. Teil, 1907. (Eingeg. April 1905.)

— (1905a), Das Phytoplankton des Atlantischen Oceans etc. Ebenda. (Eingeg. Dezbr. 1905.)

— (1907), Das indische Phytoplankton etc. Ebenda. (Eingeg. Aug. 1907.)

LANG, A. (1901), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl., 2. Lief.: Protozoa, Jena.

LO BIANCO, S. (1903), Le pesche abissali eseguite da F. A. KRUPP col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XVI, 1903.

LOEB, J. (1905), On fertilization, artificial parthenogenesis, and cytolysis of the see urchin egg. Univ. Calif. Publ., Physiol., Vol. II, 1905.

LOHMANN, H. (1904), Eier und sogenannte Cysten der Plankton-Expedition. Erg. Plankt.-Exp., Bd. IV, N, 1904.

— (1905), Die Appendicularien des arktischen und antarktischen Gebiets, ihre Beziehungen zu einander und zu den Arten des Gebiets der warmen Ströme. Zool. Jahrb., Suppl. VIII, 1905.

MAAS, O. (1898), Die Ausbildung des Kanalsystems und des Kalkskelettes bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1898.

— (1900), Ueber Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wissensch., Bd. XXX, 1900.

— (1900a), Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXVII, 1900.

— (1900b), Ueber die sogenannten Biokristalle und die Skelettbildung niederer Tiere. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München, 1900.

— (1906), Die arktischen Medusen (ausschließlich der Polypomedusen). Fauna arctica, Bd. IV, Lief. 3, Jena 1906.

— 1906a), Medusen. Résult. Voy. Belgica, R. 51, Anvers, 1906.

MEISENHEIMER, J. (1905), Pteropoda. Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. IX, 1905.

MINCHIN, E. A. (1898), Materials for a Monograph of the Ascons. I. On the Origin and Growth of the Triradiate and Quadriradiate Spicules in the Family Clathrinidae. Quart Journ. Micr. Sci., Vol. XL, 1898.

MRÁZEK, A. (1902), Arktische Copepoden. Fauna arctica, Bd. II, Lief. 3, Jena 1902.

MURRAY, J. (1876), Preliminary reports . . . on work done on board of the Challenger. Proc. Roy. Soc. London Trans. Vol. XXIV, 1876.

— (1896), On the deep and shallow-water marine fauna of the Kerguelen Region of the Great Southern Ocean. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVIII, Pt. 2, 1896.

ORTMANN, A. E. (1896), Ueber Bipolarität in der Verbreitung mariner Tiere. Zool. Jahrb. (Syst. Abt.), Bd. IX, 1896.

OSTWALD, WOLFGANG (1903), Zur Lehre vom Plankton. Naturwiss. Wochenschr., N. F. Bd. II, 1903, S. 481.

PFEFFER, G. (1891), Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsweise unserer Tierwelt, Hamburg 1891.

PLATE, L. (1904), Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Thatsachen. Compt. rend. 6^{e} Congr. intern. Zool. Berne, 1904.

— (1906), Die Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahamas. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1906.

— (1907), Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip der geographischen Formenketten bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln. Arch. Rass. u. Ges.-Biol., Jahrg. 4, 1907.

— (1908), Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus, 3. Aufl., Leipzig 1908.

POPOFSKY, A. (1904), System und Faunistik der Acanthometriden der Plankton-Exped. Inaug.-Diss., Kiel 1904.

— (1904 a), Die Acantharia der Plankton-Expedition. Teil I: Acanthometra. Erg. Plankt.-Exp., Bd. III, L. f. α. 1904.

— (1906), Die Acantharia der Plankton-Expedition. Teil II: Acanthophracta. Erg. Plankt.-Exp., Bd. III, L. f. β., 1906.

RAUBER, A. (1908), Ontogenese als Regeneration betrachtet, Dorpat 1908.

REINKE, J. (1903), Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Laminariaceen, Kiel 1903.

Reinke, J. (1905), Philosophie der Botanik, Leipzig 1905.
Reukauf, E. (1905), Ueber Difflugiengehäuse. Naturw. Wochenschr., N. F. Bd. IV, 1905.
Rhumbler, L. (1901), Nordische Plankton-Foraminiferen. Nordisches Plankton, XIV, Kiel und Leipzig 1901.
— (1902), Die Doppelschalen von *Orbitolites* und anderen Foraminiferen, vom entwicklungsmechanischen Standpunkt aus betrachtet. Arch. Prot., Bd. I, 1902.
— (1904), Zellenmechanik und Zellenleben, Leipzig 1904.
— (1906), Foraminiferen von Laysan und den Chatham-Inseln. Zool. Jahrb. (Syst. Abt.), Bd. XXIV, 1906.
— (1906a), Aus dem Lückengebiet zwischen organismischer und anorganismischer Materie. Erg. Anat. u. Entw., Bd. XV (1905), 1906.
Roux, W. (1893), Entwicklungsmechanik. Erg. Auat. u. Entw., Bd. II (1892), 1893.
— (1894), „Einleitung." Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. I, 1894.
Rüst (1892), Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Trias und der paläozoischen Schichten. Palaeontographica, Bd. XXXVIII, 1891—1892.
Sarasin, P. und F. (1899), Die Landmollusken von Celebes, Wiesbaden 1899.
Schaudinn, F. (1895), Ueber die Theilung von *Amoeba binucleata* Gruber. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1895.
— (1896), Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bonn, 1896.
Schott, G. (1902), Oceanographie und maritime Meteorologie. Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. I, 1902.
Schröder, O. (1906), Neue Protozoen der Deutschen Südpolar-Expedition. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.
— (1906a), Neue Radiolarien *(Cytocladus gracilis* und *Cytocl. major)* der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Deutsche Südpolar-Exp., Bd. IX, 1906.
— (1906b), Eine neue *Cytocladus*-Art *(Cytocladus spinosus)*. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.
— (1907), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidie *Sphaeromyxa labrazesi* (Laveran et Mesnil). Arch. Prot., Bd. IX, 1907.
Schulze, F. E. (1887), Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden. Abh. Preuß. Ak. Wiss. Berlin, 1887.
Spengel, J. W. (1905), Betrachtungen über die Architektonik der Tiere. Zool. Jahrb., Suppl. 8, 1905.
Steinhaus, O. (1896), Die Verbreitung der Chätognathen im südatlantischen und indischen Ocean. Inaug.-Diss. Kiel 1896.
Thompson, J. C. (1898), Contributions to our Knowledge of the Plankton of the Faeröe Channel. No. IV. Report on the Copepoda etc. (With an Appendix by Dr. Fowler.) Proc. Zool. Soc. London, 1898.
Vanhoeffen, E. (1897), Die Fauna und Flora Grönlands. Grönland-Exp. d. Ges. f. Erdk. 1891—1893, Berlin 1897.
Verworn, M. (1889), Psychophysiologische Protistenstudien, Jena 1889.
de Vries, H. (1901), Die Mutationstheorie, Bd. I, Leipzig 1901.
— (1903), Die Mutationstheorie, Bd. II, Leipzig 1903.
— (1906), Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation, Berlin 1906.
Weismann, A. (1904), Vorträge über Dezcendenztheorie, 2. Aufl., Jena 1904.
Wesenberg-Lund, C. (1900), Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem specifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900.

Sachregister.

(Zugleich Verzeichnis der Textfiguren.)

Acantharien. Centralkapsel 495 (Fig. 121). Verbreitung 534. Gelbe Zellen 540. Stacheln 566. Grundform 578.
Acanthometra Heideri 495 (Fig. 121).
Acanthosphaera 505, 569, 632.
Achromatinhypothese 689.
Achsenfäden (Achsennadeln) 610, 613, 619, 624.
Aehrentypus 500 ff., 646, 652.
Aequatoriale Formen 527.
Alveolen 510, 511, 517.
Amalgamierung 627.
Amphidisken 493.
Amphipole Formen 528.
Anaphase 682.
Ankerfädchen 489, 508, 574, 647 (Fig, 205).
Anpassung, morphologische 559.
Antarktische Formen 571.
Appendicularorgane 481.
Artplasma 659.
Astracantha. Entwicklungsstockung 596.
Astracanthiden 495 (Fig. 122). Alveolarsubstanz 511.
Astroidskelette 494.
Astropylen. Zahl 667. Bau 669. Teilung 670.
Astrosphäriden 633 (Fig. 197—198). Verbreitung 534, 569. Konvergenzen 575. Centralkapsel 684.
Asymmetrien 597, 653.
Attraktionssphären 611.
Atlanticella. Radialstacheln 508, 620. Alveolarsubstanz 511. Außenschale 521.
Aulacantha 502 (Fig. 133—135), 503, 567. Phäodium 548. Größe 562, 661. Vermehrung 672. Kern 676 (Fig. 214). Kernteilung 678.
Aulacanthiden. Radialstacheln 483. Horizontalverbreitung 527, 531. Phäodium 547. Körpergestalt 562. Skelettbildung 599, 603. Vermehrung 673. Kern 678.
Aulastrum spinosum 492, 501 (Fig. 131).
Aulatractus. Parapylen 667, 668 (Fig. 208—210), 669 (Fig. 211).
Auloceros. Entwicklung 600 (Fig. 177). Fremde Stacheln 606. Zweiteilung 673.
— arborescens 496 (Fig. 123), 662.
— — trigeminus 588 (Fig. 171), 597.
Aulocoryne zetesios 527, 548.
Aulographis arcuata 494 (Fig. 120), 646.
— pandora 556 (Fig. 154,2), 587 (Fig. 170a), 652. Fremde Stacheln 606. Sporenbildung 675.
— stellata 600 (Fig. 176).
— tetrancistra. Spathillen 484 (Fig. 107). Phäodium 546.
— tetrastyla 587 (Fig. 170f), 648.
Aulographonium antarcticum 504 (Fig. 137).
— bicorne 483 (Fig. 105), 484 (Fig. 108).
— candelabrum 483 (Fig. 105).
— mediterraneum 504 (Fig. 138).
Aulokleptes 590 (Fig. 172), 604 (Fig. 179), 627, 651.
— flosculus. Verbreitung 528. Radialstachel 590 (Fig. 173).
— ramosus 671 (Fig. 213).
Auloscena. Skelett 485. Abnormität 610 (Fig. 181).
— atlantica 487 (Fig. 112).
— pelagica 501 (Fig. 129), 556 (Fig. 154).
— verticillus 485 (Fig. 109, 110).
Aulosphaera bisternaria 503 (Fig. 136), 515, 567.
— dendrophora 492.
— elegantissima 482 (Fig. 104), 502 (Fig. 132), 648.
— labradoriensis 556 (Fig. 154,5).
— robusta 515.
— triodon 587 (Fig. 170b).
Aulosphäriden. Skelettfunktion 485. Orientierung 515. Verbreitung 531. Größe und Form 563. Abnormitäten 599 (Fig. 175), 613, 619, 630, 658, 664. Skelettbildung 608, 610 (Fig. 182), 628. Kern 676.
Aulospathis pinus 625 (Fig. 196), 647 (Fig. 204).
—-Stufe 539, 555.
— variabilis 547 (Fig. 153). Stachelzahl 571. Häufigkeitspolygon 646 (Fig. 202), 655. Verbreitung 661. Phylogenese 694.
— variabilis bifurca 528, 645, 652, 662, 663.
— variabilis triodon 556 (Fig. 154,3), 587 (Fig. 170c), 601 (Fig. 178). Abnormität 598.
Außenschale 521.
Automerizonten 651.

BATESON 654.
Biokrystallisation 583.
Binnenkerne 680.
Bipolaritätshypothesen 530.
Bipolare Formen 528, 530.
Bizonäre Formen 528.
Bläschenförmige Einschlüsse 543 Anm.
BLOCHMANN 534.

Borgert. Conchopsis 514. Phäodellen 541. Weichhäutige Stadien 593. Kernteilung 676, 678. Centralkapsel 666, 670, 671. Vermehrung 672.
Brandt. Schwebeeinrichtungen 510. Vertikale Bewegung 512. Horizontalverbreitung 524. Gelbe Zellen 539. Fortpflanzung 665.
Bütschli. Coelothamnus 482, 507. Sprungsysteme 579, 581 (Fig. 163, 164). Strontium 691.
Bulbus 667.

Cannosphaera antarctica 489 (Fig. 115), 556 (Fig. 154,6). Verbreitung 531, 563. Stachellose Formen 596, 657, 664.
— geometrica 579 (Fig. 157).
Cannosphäriden. Skelett 488. Ankerfädchen 489. Phäodium 550. Skelettbildung 612.
Castanelliden. Radialstacheln 487, 505. Pylomstacheln 519. Verbreitung 532, 563, 568. Phäodium 550. Größe 563. Skelettbildung 612, 628. Poren 619.
Castanidium. Entwicklung 613 ff. (Fig. 184—187). Teilung 682.
— Moseleyi 499 (Fig. 127), 505, 506.
— sol 505, 613 (Fig. 183).
Castanissa 505, 519 (Fig. 146).
Centralkapsel. Orientierung 511. Funktion 665. C. der Tripyleen 666. Zahl 670. Durchschnürung 670, 671, 673. Zweikernige C. 672.
Centralkapselmembran 666.
Centralkapselöffnungen 666.
Centropages. Eihüllen 550.
Ceratien 566.
Challengeria Naresi. Gestalt 513 (Fig. 141), 564. Verbreitung 532, 564. Phäodium 551. Weichhäutige Schale 593, 617. Embryonalhülle 621 (Fig. 195). Kern 676. Telophase 684.
Challengeriden. Peristom 520. Verbreitung 525, 532, 533, 563. Größe 564. Schalenentwicklung 618.
Challengeridenschicht 539, 554.
Challengeron armatum 513 (Fig. 141), 661.
Chromidien 686.
Chromosomen 679, 686.
Chromosomenbläschen 680, 685.
Chromosomenspuren 684.
Chromosomenzahl 687.
Chun. Warmwassergebiete 525. Bipolarität 530, 536. Phytoplankton 537. Schwebevermögen 560.
Circocastanea 618 (Fig. 189).
Circogonia 580 (Fig. 159, 160).
Circoporiden. Radialstacheln 487, 505. Verbreitung 532, 563. Größe 563. Schalenentwicklung 616. Poren 619.
Circoporetta 579 (Fig. 158).
Circoporus 557 (Fig. 154,10). Radialstachel 587 (Fig. 170e).
Circospathis 506 (Fig. 139), 557 (Fig. 154,14), 616 (Fig. 187).
Circumtropische Formen 527.
Coelanthemum 508, 574, 649.
Coelechinus 572, 645, 652, 653.
Coelodecas ambulacrum 482 (Fig. 103).
— pumilio 499 (Fig. 128).
Cölodendriden. Statik 496. Centralkapsel 517. Verbreitung 533. Nahrung 540. Größe und Form 565. Skelettbildung 607. Griffel 649.
Coelodendrum flabellatum 498 (Fig. 126), 522.
— furcatissimum 557 (Fig. 154,38).
— lappaceum 595 (Fig. 174), 645 (Fig. 202).
— ramosissimum 498 (Fig. 125).
— spinosissimum 557 (Fig. 154,37).
Coelodiceras 508, 522.
Coelodrymus 647 (Fig. 205).
Coelographis antarctica 497 (Fig. 124), 508, 646.
— regina 639 (Fig. 199), 647, 649.
Coelothamnus 482, 507.
Coelothauma 482.
Coelothyrsus 508, 522.
Collidenschicht 539, 554.
Collodarien. Ortsbewegung 512.
Collenchym 624, 651.
Collozoum 515.
Conchariden. Schloß 518. Verbreitung 532. Größe und Form 565. Apophysen 567. Poren 641.
Conchidium 514.
Conchoceras 519 (Fig. 145).
Conchopsis. Schloß 514 (Fig. 143). Phäodium 551.
Copepoden. Tiefenverbreitung 537. Eier 550, 553. Borsten 608.
Corethron. Entwicklung 548.
Coscinodiscus. Entwicklung 548.
Cyrtellarien 517, 570, 636.
Cytocladus. Centralkapsel 495, 684. Vorkommen 566. Trichotomie 645, 652, 653.
— tricladus 558 (Fig. 155,1).

Dämmerungszone 537.
Dahl. Tiefenverbreitung 536, 537.
Dauersporen 531, 538.
Dauertypen 632, 634.
Defektrassen 657, 664.
Delamination 626.
Dendriten 497.
Derbwandigkeit 570, 571.
Diaphragma 518, 666.
Diatomeen. Dauersporen (Mikrosporen) 531, 538 f., 546 ff. Entwicklung 548. Als Stachelunterlage 604 (Fig. 179), 606.
Diatomeenstruktur 618.
Dichotomie, falsche 647.
Dichotomer Typus 500, 644, 651.
Dictyaulus 492 (Fig. 117, 119).
Dicystine Formen 496, 670. Vermehrung 673, 674.
Difflugia 623.
Diskohexaster 493 (Fig. 119).
Diskontinuierliche Prozesse 656, 660.
Doldentypus 500, 503 (Fig. 136 c—d), 645.
Doppelbildungen 597.
Dreyer. Funktion des Skelettes 481. Gerüstbildung 584. Kampf der Pseudopodien 611, 627. Thalamophoren 617. Mittel der Formbildung 622.
Driesch. Physikalische Gesetze 628.
Druckfänger 485, 490, 492.
Druckverteiler 485.

DUNCKER 655.
Dunkelzone 537.

Echinomma 632.
Einverleibung fremder Stacheln 606.
Einzelprozesse (Elementarprozesse) 627, 630, 650, 659, 664. Diskontinuität der E. 660.
Embryonalhülle 620.
Entwicklungshemmungen 534, 596, 601, 629.
Entwicklungsstockungen 596.
Eurybathe Formen 536, 537.
Eurytherme Formen 527.
Extrakalymmales Sarkodehäutchen 484.
Epigenetisches Geschehen 529.
Epiplankton 537.
Exogene Verbildungen 595.

Fachwerke einfacher Ordnung 481, höherer Ordnung 487.
Fallschirm 507.
Fangorgane 507, 508.
Färbung des Skelettes 651.
Florikome 492 (Fig. 117).
Floß 508, 521.
Fluktuierende Abänderungen 637, 654, 657, 659.
Fontänenstrom 542.
Foraminiferen 523, 539.
Formbildung 576. Mittel der F. 622.
Formenkerne 654.
Formenketten 660. Mehrfach gegabelte 661.
Formenreichtum 690.
Formvariationen 638.
Formwiderstand 560.
Fortpflanzungsgeschichte 665.
FOWLER. Tiefenverbreitung 537. Medusettiden 508, 666, 667.
Fremdkörper als Stachelgrundlage 604, 606.
Frenula 500.
Füllgallerte 613.
Füllungen 488.
Füße der Tuscaroren 504.

Galea 496, 499, 500, 540.
Gallerte. Gewicht 510.
GALTON-Kurven 638, 642, 645, 655, 656. Halbe G. 656. Zweigipfelige G. 643, 661.
Gelbe Zellen 539.
Genepistase 596, 650.
Generationswechsel 665.
Gewichtsverhältnisse 569.
Gitterkugeln (Gitterschalen) 481, 494.
Globigerinen im Phäodium 548, 551.
Grenzlamelle 613, 619.
Griffeltypus 504, 649.
Größe 562.
Größenvariationen 638.
Großarten 637.
Grundformenlehre 577.
Grundplasma 678.
Gurtungen 488.

HAECKEL. Funktion des Skelettes 481. Phäodellen 541. Promorphologie 577. Sekretionshypothese 583. Formbildung 622. Vererbung 631. Centralkapsel 666.
Haeckeliana 487, 505.
Häufigkeitspolygon 643 (Fig. 200, 201), 646 (Fig. 203).
Halbrassen 655, 657.
Haliomma 632, 634.
Heliochallengeron 513, 525.
Heliodiscus 505, 632.
Heliosoma 632.
Heliosphaera 632.
Hemmungsbildungen 601, 614, 629.
HERTWIG, R. Weichkörper 482. Gelbe Zellen 540. Phäodellen 541. Centralkapsel 666, 670, 671, 672.
Heterochronie 652, 687.
Hexacontium 505, 632.
Hexaktinelliden 490.
Hohlräume der Radialstacheln 484, 486.
Holascus 493.
Horizontalverbreitung 524.
Hyalonema 491 (Fig. 116).
Hypertrophien 597.
Hypoplankton 537.

IMMERMANN. Pseudopodienhypothese 589, 604, 606. Stachelanlagen 601.
Indik. Fauna 530.
Individualitätshypothese 688.
Intermediäre Stützelemente 489.
Interpolare Formen 529, 530.
Intercelluläre Sprossung 602, 626.
Isolation 692.

Jugendstadien 591, 592.

Kaleidoskopische Mischung 629, 658.
Kaltschwämme 583, 588.
Kalkwasserformen 524.
Kamin 667, 668.
KARAWAJEW. Phäodellen 541. Centralkapsel 667. Vermehrung 672. Kernteilung 679.
KARSTEN. Phytoplankton 537. Teilung von Corethron 548. Schwebevorrichtungen 566.
Keimplasma 659.
Kern der Tripyleen 675.
Kernplasmarelation 688.
Kernteilung 678.
Kielbildungen 513.
Kieselhülle, provisorische 621.
Kieselrinde, primäre 603, 614, 640.
Knephoplankton 537, 554.
Knickungen 595.
Körperquerschnitt 562.
Koinzidenz der Abnormitäten 598, 630.
Koloniebildung 672, 673, 674.
Konkretionen 689.
Konvergenzbildungen 573.
Krüppelformen 595.
Kuppennadeln 601 (Fig. 178), 658.

Längsspaltung 687.
LAMARCK'sches Prinzip 692.
Lebendfärbung von Aulacantha 503.
Leitformen 538, 563.
Liosphäriden 633.
LOBIANCO. Tiefengliederung 537.
Lorikationsmoment 585, 591 ff.

MAAS. Bipolarität 531. Kalkschwämme 583, 588, 593.
Massenentwicklung 569.
Medusettiden. Peristombildungen 520. Phylogenese 694. Schalenstruktur 618.

MEISENHEIMER. Bipolaritätshypothese 531, 535.
Membranen, gefaltete 542, 545.
Meristische Variationen 654, 656, 661.
Mesoplankton 537.
Mesozoische Formen 635.
Methylenblaufärbung 669.
Mikrosporen 539, 549, 553.
Mischgebiete 534, 598.
Mißbildungen 595.
Mittelmeer 692.
Mittelrassen 655, 657.
Monocystine Formen 496, 670.
Monopodialer Typus 500, 646, 652.
Monotonie des Mediums 691.
Mutationen. Progressive M. 637, 657. Retrogressive M. 657, 663.

Nachtzone 538.
Nahrung 539, 551.
Nahrungsaufnahme 507, 508, 568.
Nasenöffnung 497.
Nasenrohr 499.
Nassellarien. Centralkapsel 684. Alter 632.
Nationaletta. Alveolarsubstanz 511. Außenschale 521. Koloniebildung 673.
Nebendornen 505.
Numerische Eigenschaften 654, 656.
Nyktoplankton 538, 559.

Oeffnungshals 667.
Oeffnungskegel 667, 668.
Oenotheratypus 637, 657, 658, 659.
Ontogenese des Skelettes 576. O. d. Variationen 649.
Operculum 669.
Oroscena. Centralkapsel 516. Phäodellen 540. Vorkommen 566. Skelett 558 (Fig. 155,2). Variationen 641. Fortpflanzung 685.
ORTMANN, Bipolarität 530, 536.
OSTWALD, WOLFG. 560.

Paarige Aeste 646, 647, 648.
Pacifik 530.
Paläozoische Formen 634.
Palissadenstruktur 618.
Pamplanktonische (panteplanktonische) Formen 537.
Pandorastufe 539, 555.
Paraboscis 667.
Paradisken 493.
Parapylen, Funktion 511, 668. Zahl 666. Vermehrung 670.
Parapylenhof 667.
Partialmutationen 637, 657, 659.
Peridineen 538, 566.
Peristombildungen 516, 520, 574.
Phäocalpien. Radialstacheln 505. Skelettbildung 616.
Phaeocolla 541 (Fig. 152), 674.
Phäodellen 541.
Phäodendrien. Griffel 507.
Phäodium 540.
Phäogromien. Griffel 507. Skelettbildung 617.
Phaoplankton 537, 554.
Pharyngellenschicht 539, 559.
Physikalische Gesetze 628, 660.
Phytoplankton 537.
Pigmente 544.
Pinule 491.
Planktonetta 509 (Fig. 140), Fig. 557 (Fig. 154,24). Stacheln 508. Floß 508, 521. Alveolarsubstanz 511. Diaphragma 518. Teilung 520. Stützapparate 521. Phäodellen 544, 551. Vermehrung 673. Embryonalhülle 620 (Fig. 192—194).
PLATE 637, 654, 656, 659, 660, 663.
Polychromosomale Zellen 688, 689.
Polycyttarien 510, 539.
Polyëder (reguläre, platonische) 505, 578, 583. Nachbildungen 506.
Polyphyletischer Ursprung 695.
POPOFSKY. Gelbe Zellen 540.
Poren. Variationen 640.
Porospathiden. Verbreitung 532.
Präformatives Geschehen 629.
Primitivnadeln 610, 617, 619, 624.
Pristacantha 580 (Fig. 161).
Proboscis 670.
Progressive Vererbung 631.
Promorphologie 577. P. der Zelle 653.
Protocystis Sloggetti und Harstoni 525 (Fig. 149—150), 525, 532, 564, 661, 663.
Pseudopodien 611, 627.
Pylom. Orientierung 511.
Pylomstacheln 518.
Pylomzähne 518.

QUÉTELET'sches Gesetz 638, 642, 645, 655, 657.

Radgelenke 486.
Radialstacheln. Funktion 484, 486. 566. Hohlräume 484.
Radiolarien. Zahl 523. Ursprüngliche Heimat 533. Nahrung 539.
Radstruktur 676.
RAUBER 688.
Reduktionsteilung 681, 688.
Reibung, innere 560.
Rhinocanna 499.
Rhizophora 486.
Richtende Centren 611, 627, 629, 653.
Riesenformen 562.
ROUX. Mißbildungen 594. Automerizonten 651. Keimplasma 659.
Rudimentäre Bildungen 521.

Saccocalyx 493 (Fig. 118).
Sagenoarium 488, 516.
— anthophorum 609 (Fig. 180).
— Chuni 556 (Fig. 154,8).
— dicranon 488 (Fig. 114).
Sagenoscena irmingeriana 487, 515 (Fig. 144).
— lampadophora 487 (Fig. 113).
Sagittalring 481.
Sagoscena elegans 501 (Fig. 130), 556 (Fig. 154,7).
— floribunda 587 (Fig. 170d).
Sagosphaeridae. Skelett 486. Orientierung 515. Verbreitung 531. Größe und Gestalt 563. Skelettbildung 608.
Salzgehalt 561.
SARASIN 660, 663.
Sarcodictyum 483.
Sarkodehäutchen, extrakalymmales 484.
Schalendicke 569.
Schattenflora 538.
Schattenzone 537.
SCHIMPER 537, 566.
Schleimfärbungen 542.
Schloßbildungen 516, 518.
Schneekristalle 578, 580 (Fig. 162).
Schollen- und Strangstruktur 678.
SCHÜTT 566.
Schwachrassen 656.

Schwärmerbildung 675.
Schwebeapparate 500, 504, 510.
Selbständigkeit der Mittel 629.
Selektion 693.
Seifenblasen 585 (Fig. 166—168).
Sekretionsvorgänge 623, 651.
Sinkgeschwindigkeit 560.
Sink- und Steigapparate 510, 512.
Skelettbildung 603, 623.
Skotoplankton 537, 555.
Somationen 637, 654.
Spaltungsmonstra 597.
Spannhaut 507.
Spathillen 484, 648. Entwicklung 602 f., 626.
Sphärellarien 505, 517, 570.
Sphäroidskelette 494.
Sporenbildung 675, 685.
Sprossung, intracelluläre 602, 626, 651.
Sprungsysteme 579, 581 (Fig. 163, 164).
Spumellarien. Centralkapsel 684. Alter 632.
Stachellose Varianten 596, 657.
Stachelmutanten 582 (Fig, 165), 642, 654.
Ständerfachwerk 488.
Staurosphäriden 634.
Stenobathe Formen 536.
Stenotherme Formen 527.
Strebenfachwerk 488.
Strepsinemen 679, 686.
Strontium 691.
Stylosphäriden 632.
Submergente Formen 529, 530.
Sympodialer Typus 647.

Telophase 682.
Temperatur 524, 526, 561.
Terminalbildungen 574. Variationen 645.
Teratologien 594.
Thalassicolla 510. 512. 689.
Thalassothamnus 684.
Tiefengliederung des Oceans 536, 554.
Tiefenkühlwasserformen 524.
Totalmutationen 637, 657, 658, 659.
Trichotomie 645, 652.
Tripyleen. Alter 635. Centralkapsel 666. Kern 675.
Tuscarantha Braueri 520 (Fig. 147). Häufigkeitspolygon 643 (Fig. 201), 655.
— Luciae 507, 557 (Fig. 154, 9), 639, 644.
Tuscaretta passercula 526, 667 (Fig. 206), 668 (Fig. 207), 669 (Fig. 212).
— tubulosa. Radialstacheln 507 Verbreitung 526. Konvergenzen 575. Stachelmutanten 582 (Fig. 165). Doppelbildung 597. Häufigkeitspolygon 642, 643 (Fig. 200), 655. Varianten 656.
Tuscarilla nationalis 507, 579 (Fig. 156), 640, 658.
Tuscarora bisternaria. Verbreitung 526.
Tuscarorenschicht 539, 555.
Tuscaroriden. Gitterschale 488. Radialstacheln 506. Centralkapsel 516. Peristombildungen 520. Verbreitung 526 (Karte II), 532. Phäodium 550. Größe 563. Kolonien 582, 674. Abnormitäten 598. Schalenentwicklung 616. Poren 617. Mischung der Charaktere 630, 658. Vermehrung 673. Erste Teilung 674. Kern 677.

Uebergewicht 560.
Unipolare Formen 528.
Unipolar-submergente Formen 529.

Vakuolen 510.
Vakuolenhaut 601, 613.
Variabilität 636.
Variationen 637. Primäre V. 637. Partielle V. 638, 639, 645. 648. Sekundäre V. 638. Ontogenese 649. Bedeutung für die Artbildung 654. Meristische V. 654.
Variationskomplexe 664.
Variationspolygon 624, 643 (Fig. 200—201), 646 (Fig. 203), 655.
Vegetative Zweiteilung 672, 673.
Verbiegungen 595.
Verdauungsvakuolen 543.
Verkieselung, primäre u. sekundäre 602, 625. Modifikationen 651.
Vermehrung 672.
Vertikale Ortsbewegung 512, 513.
Vertikale Unterarten 570.
Vierstrahler 587 (Fig. 170).
Vitale Prozesse 627, 690.
VRIES, H. DE, 636, 637, 643, 649, 652, 654, 655.

Wanddicke 569.
Warmwasserformen 524, 533.
Weichhäutige Stadien 593.
WEISMANN. Selektion 663. Variationskomplexe 663. Vererbung 692. Germinalselektion 694.
WELDON 655.
Wucherungen 597.

Zooxanthellen 539.
Zweigürtelformen 528.
Zweikernige Stadien 672.
Zwergformen 562.

Inhaltsverzeichnis.

I. Abschnitt. Form und Funktion 481
Fachwerke einfacher Ordnung 481
Fachwerke höherer Ordnung 487
Skelett und Centralkapsel 494
Schwebeapparate 500
Sink- und Steigapparate 510
a) Die Alveolen als Schwebeeinrichtungen 510
b) Die Alveolen als Sink- und Steigapparate 512
c) Accessorische Steig- und Sinkapparate 512
Schloß- und Peristombildungen 516
Rudimentäre Bildungen 521
II. Abschnitt. Form und Medium 523
Warm-, Tiefenkühl- und Kaltwasserformen 524
Die verschiedenen Arten der Horizontalverbreitung der Aulacanthiden 527
Bipolare, interpolare und submergente Formen 530
Versuch einer Tiefengliederung des Oceans 536
Nahrung der Radiolarien 539
Bau und Funktion der Phäodellen 541
Nahrung und Verbreitung 551
Uebersicht der Tiefenverbreitung der Radiolarien 554
Morphologische Anpassung 559
Konvergenzbildungen 573
III. Abschnitt. Formbildung 576
HAECKEL's Promorphologie 577
HAECKEL's Sekretionshypothese und DREYER's mechanische Gerüstbildungshypothese . . 583
IMMERMANN's Pseudopodienhypothese 589
Schwierigkeiten der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung 591
Weichhäutige Stadien, halbverkieselte Stadien uud teratologische Verhältnisse 593
Die Skelettbildung der Aulacanthiden 599
Die Skelettbildung der Aulosphäriden und Sagosphäriden 608
Die Skelettbildung der Castanelliden 612
Geschlossene Schalen vom Tuscaroren- und Challengeridentypus 615
Aeußere Mittel der Formbildung 622
Zusammenfassendes über die inneren Mittel der Formbildung 623

IV. Abschnitt. Vererbung und Variation 631
Dauertypen 632
Allgemeines über Variabilität 636
Die beobachteten Variationen 637
Ontogenese der Variationen 649
Ueber den Charakter der Variationen und ihre Bedeutung für die Artbildung 654
Fortpflanzungsgeschichte 665
Bau und Teilung der Centralkapsel 666
Zahl und Vermehrung der Centralkapseln der Tripyleen 670
Kern und Kernteilung bei den Tripyleen 675
Centralkapsel und Fortpflanzung der Spumellarien und Nassellarien 684
Die Chromosomen der Radiolarien in der Vererbungslehre 686
Schlußwort. Der Formenreichtum der Radiolarien 690

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. 3459

Tafel LXXXVI.

Tafel LXXXVI.

Tripylea.

Fig. 600. Chromosomenbildung von *Auloceros* sp. (T.-St. 149). Kons.: Sublimat. (Vergl. S. 679.) Vergr. 1330.

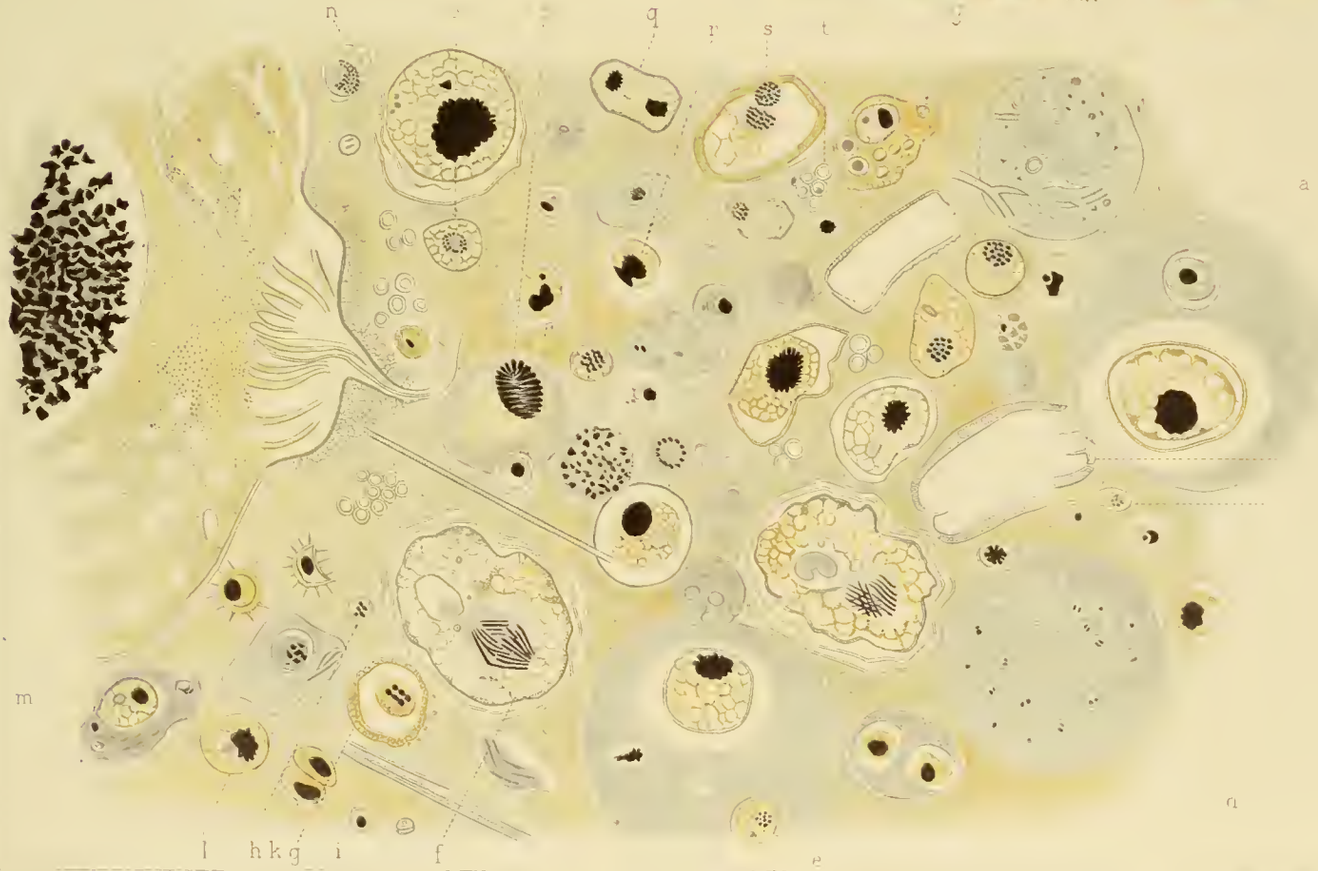
„ 601. Teil des Phäodiums einer *Tuscaretta tubulosa* (T.-St. 230). Kons.: Chromosmiumessigsäure. Färbung: Hämatoxylin. *a* junge Phäodelle ohne Einschluß. *b*, *c* geschrumpfte Phäodellen mit Diatomeenresten. *d* zusammengesetzte Phäodelle. *e* Große, abgeblaßte Phäodelle mit Diatomeenschale. *f* Phäodelle mit Dictyochidenpanzer. *g* Cyste eines Eies von *Centropages*. (Vergl. S. 550.) Vergr. 930.

„ 602. Teil eines Phäodiums von *Aulacantha scolymantha typica* mit vier Centralkapseln (T.-St. 14). Kons.: wahrscheinlich Sublimat. Färbung: Hämatoxylin. Enthält frisch aufgenommene Diatomeensporen in verschiedenen Entwickelungsstadien. (Vergl. S. 548.) Vergr. 930. *a* große Phäodelle mit zwei Algensporen. *b Coscinodiscus*-Schale. *d* Mikrosporen einer Diatomee, in einen Schleimballen (?Phäodelle) eingeschlossen. *t* freie Mikrosporen. *i* ältere Mikrospore. *c*, *e*, *n*, *o* Entwickelung der feinkörnigen Form. *g*, *h* Entwickelung der grobkörnigen Form. *r* ?Richtungskörperbildung. *k* Kopulation. *q*, *s* erste Teilung. *l*, *m* heranwachsende Sporen mit „Kleinkern“. *p*, *f* Teilungsstadien.

600.

601.

602.



Taf. LXXVI. Tripylea.

600 Aulaceros sp. 601 Tuscarella tubulosa. 602 Aulacantha scolymantha typica.

Tafel LXXXVII.

Tafel LXXXVII.

Tripylea.

Fig. 603. Phäodellen von *Conchopsis* sp. (T.-St. 120, S. 1500—1000) mit eingeschlossenen Algenmikrosporen. Daneben eine spiralige Bildung unbekannter Herkunft. (Vergl. S. 551.) Vergr. 930.

„ 604. Phäodellen einer *Challengeria Naresi* (T.-St. 121, S. 2500—1900) mit eingeschlossenen Algenmikrosporen. (Vergl. S. 551.) Vergr. 930.

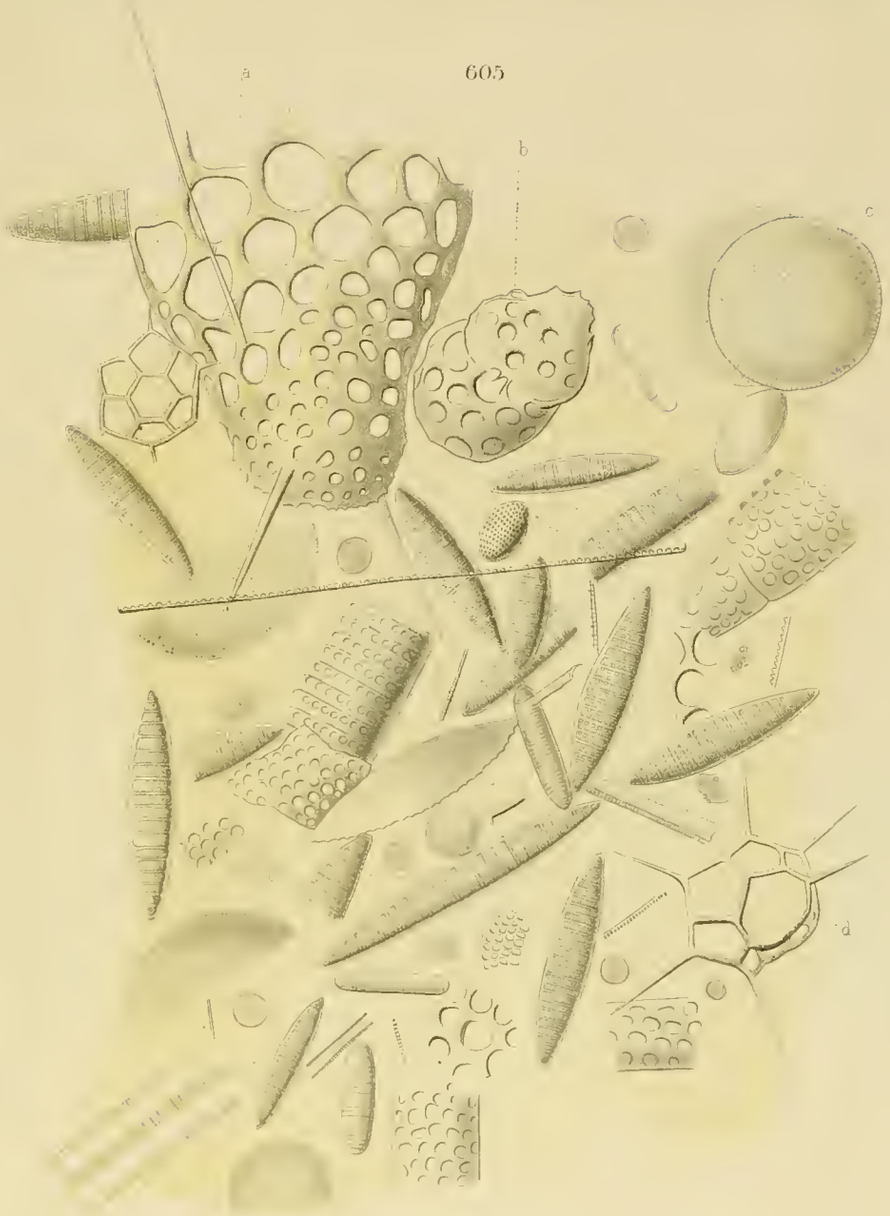
„ 605. Phäodiuminhalt einer *Aulographis tetrancistra* (T.-St. 149). *a* Cyrtellariengehäuse, ähnlich *Stichopilium*. *b* Radiolarienpanzer, ähnlich *Peromelissa*. *c* *Coscinodiscus*-Schalen. *d* Dictyochidenskelett. (Vergl. S. 546.) Vergr. 930.

„ 606. Phäodellen einer *Planktonetta* mit drei Centralkapseln (T.-St. 55). *a*, *b* blasse, diffus und körnig pigmentierte Phäodellen. *c* stark färbbare, schleimartige Phäodellen. *d*, *e* gefaltete und geschrumpfte Phäodellen. (Vergl. S. 545, 551.) Vergr. 930.

„ 607. Phäodellen einer *Nationaletta* (T.-St. 239), großenteils spindelförmige Stäbchen einschließend. Daneben eine langgestreckte Phäodelle, eine *Aulacantha*-Nadel umfassend. (Vergl. S. 546, 551.) Vergr. 930.

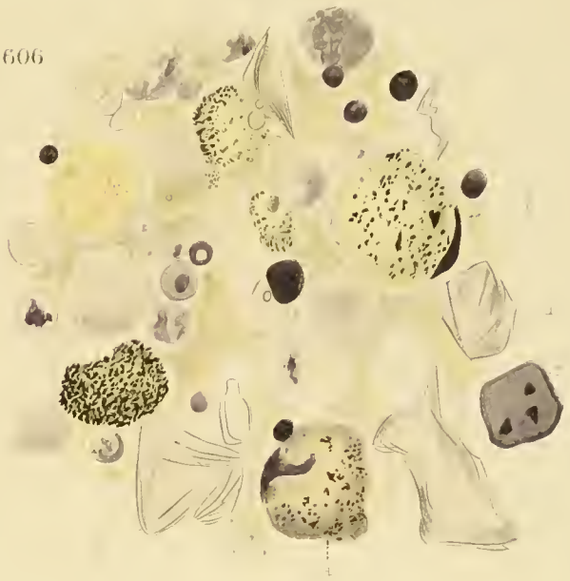
603

605



604

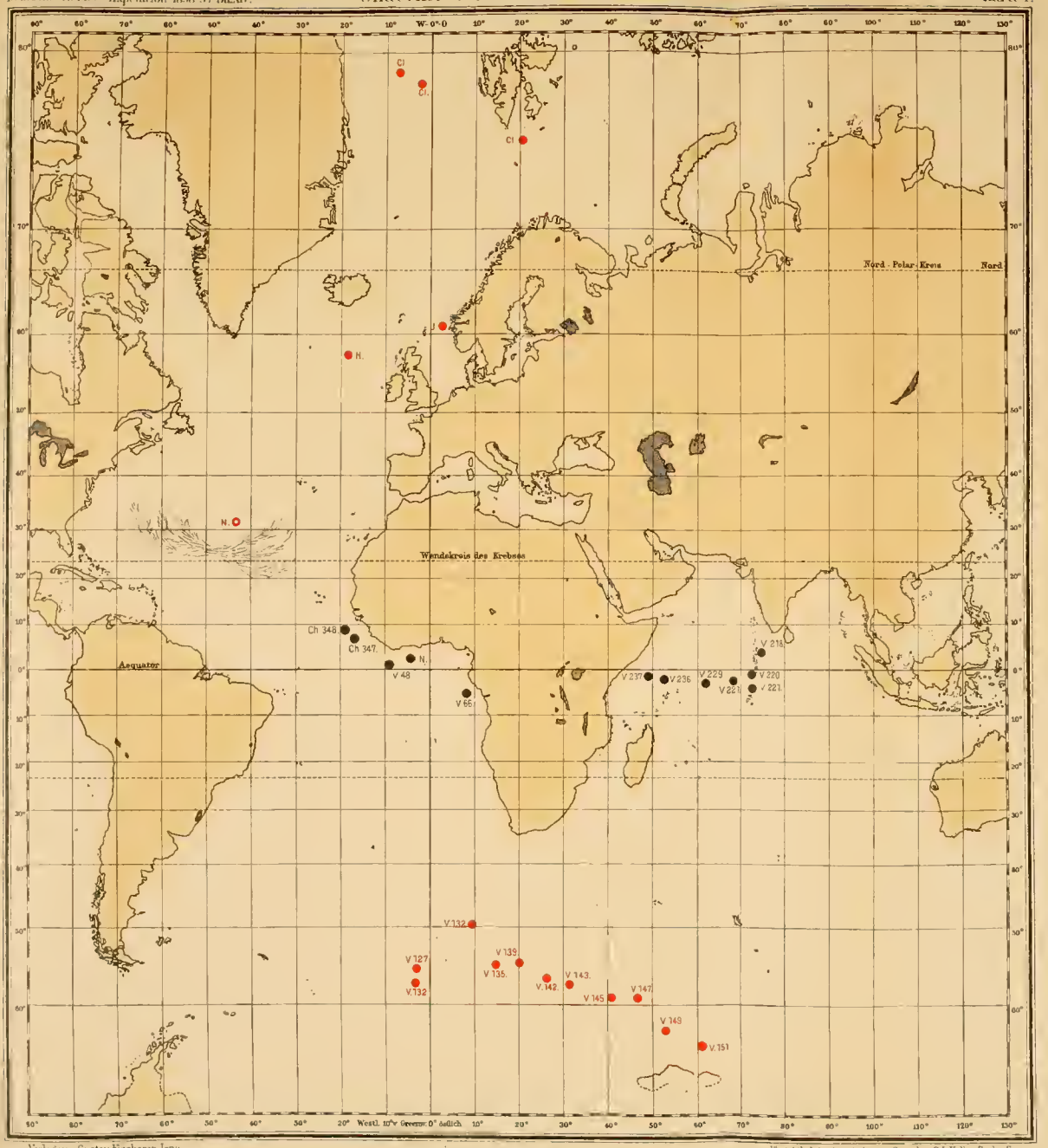
606



607

Taf. LXXXVII. Tripylea

603 Conchopsis sp. 604 Challengeria Naresi 605 Autographis tetracrystra
606 Planktonetta atlantica 607 Nationaletta Valdiviae



Verlag von Gustav Fischer in Jena

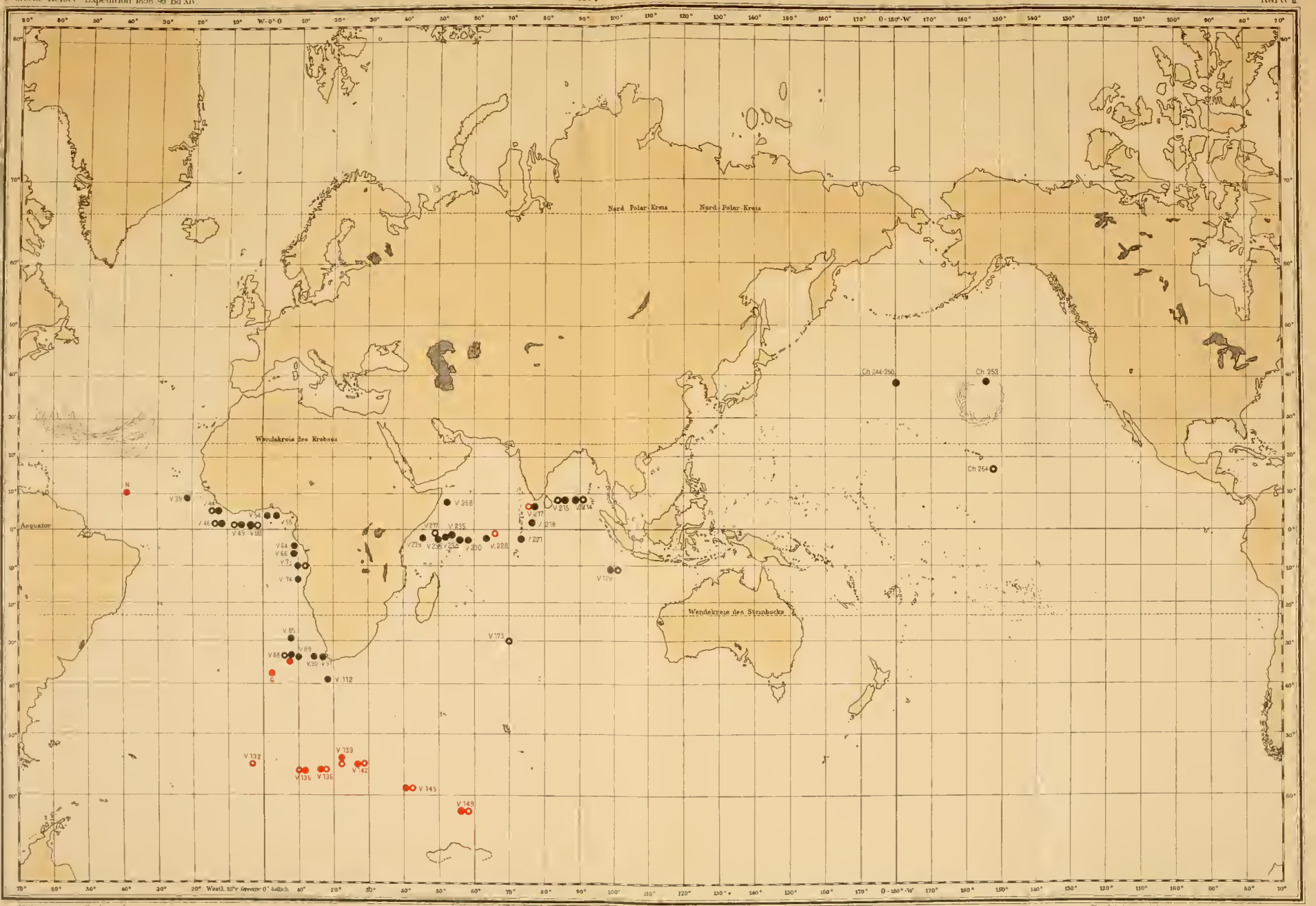
Äquatorial-Maßstab 1 : 100 000 000

Photolith d geogr. arth. Anst. Steindr v C. L. Keller, Berlin S.

Verbreitung der Challengeriden *(skotoplanktonische aequatoriale und knephoplanktonische bipolare Form, für einander vikarrierend)*

● *Protocystis Sloggetti (Skotopl.)* ● *Protocystis Harstoni (Knephopl.)* ○ *Protocystis nautiloides* *Ch.„Challenger"* *C. Cleve* *H. Hensen* *J. Jorgensen* *N.„National"* *V.„Valdivia"*

V. Haecker: Tiefsee-Radiolarien.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Aequatorial Maßstab 1 : 100 000 000

Photolith. d. geogr.-lith. Anst. v. Steindr. v. C. L. Keller, Berlin S.

Verbreitung der Tuscaroriden (Circumtropische und vorwiegend antarktische Formen)

● *Tuscarella tabulosa* ○ *Tuscarora bisternaria* ● *Tuscaretta globosa* ○ *Tuscaretta passerella* Ch. „Challenger" G „Gauss" N „National" V „Valdivia"

279

WISSENSCHAFTLICHE ERGEBNISSE

DER

DEUTSCHEN TIEFSEE-EXPEDITION

AUF DEM DAMPFER „VALDIVIA" 1898-1899

IM AUFTRAGE DES REICHSAMTES DES INNERN

HERAUSGEGEBEN VON

CARL CHUN

PROFESSOR DER ZOOLOGIE IN LEIPZIG

LEITER DER EXPEDITION.

VIERZEHNTER BAND.

DRITTE LIEFERUNG.

VALENTIN HAECKER.

Tiefsee-Radiolarien.

Allgemeiner Teil.

Form und Formbildung bei den Radiolarien.

Mit Tafel LXXXVI—LXXXVII, 2 Karten und 123 Abbildungen im Text.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1908

Preis für Text und Atlas: Für Abnehmer des ganzen Werkes: 20 Mark.
Für den Einzelverkauf: 25 Mark.

Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. W. Spengel
Professor der Zoologie in Giessen.

Mit diesem Unternehmen ist eine periodische Publikation ins Leben gerufen, deren Aufgabe darin bestehen soll, aus der Feder bewährter Fachmänner Berichte zu liefern, die in zusammenhängender Darstellung ihren jeweiligen Gegenstand behandeln und von ihm eine dem gegenwärtigen Stande der Forschung entsprechende Schilderung geben, die das Neue und für den Fortschritt der Erkenntnis Bedeutsame hervortreten lässt und auch den Nichtspezialisten sowie den Freunden der Zoologie zugänglich macht. Hierbei soll keine Richtung der Forschung vor der anderen bevorzugt werden, sondern es wird für die Gesamtheit der Berichte anzustreben sein, möglichst allen ihren Seiten gerecht zu werden. Die Aufsätze sollen in keiner Weise den Charakter der üblichen Jahresberichte mit Wiedergabe des Inhalts der einzelnen Abhandlungen des verflossenen Jahres tragen, vielmehr über die Entwicklung und den Fortschritt der Zoologie in grösseren, je nach Umständen verschieden zu bemessenden Zeiträumen Rechenschaft geben, wobei der Verfasser nicht als nüchterner Referent, sondern als selbst urteilender Darsteller seinen Stoff behandeln wird, erforderlichenfalls unterstützt durch Abbildungen in Gestalt von Textfiguren. In den Kreisen der Zoologen hat die Anregung zur Veröffentlichung derartiger Berichte sehr erfreulichen Anklang gefunden, wie die Namen derer zeigen, die sich bis jetzt zur Mitwirkung bereit erklärt und zum Teil schon für die nächsten Hefte Beiträge zugesagt haben.

Erster Band. ✻ Erstes Heft.

Inhalt:

VALENTIN HAECKER, **Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger.** Mit 43 Abbildungen.

RICHARD HEYMONS, **Die verschiedenen Formen der Insectenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden.** Mit 7 Abbildungen.

OTTO MAAS, **Die Scyphomedusen.**

Erster Band. ✻ Zweites Heft.

Inhalt:

H. F. NIERSTRASZ, **Die Amphineuren.** Mit 22 Abbildungen.

ULRICH GERHARDT, **Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten.** Mit 16 Abbildungen.

Jährlich erscheint ein Band in zwanglosen Heften im Gesamtumfang von etwa 40 Druckbogen.

Preis des Bandes M. 20.—

Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.

Von

Prof. Dr. Richard Semon.

Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul v. Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschriften der mediz.-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena.)

Bisher erschienen:

Erster Band: **Ceratodus.** 6 Lieferungen. Mit 65 lithogr. Tafeln und 520 Abbildungen im Text. 1894, 1898, 1901, 1908. Preis: 243 Mark.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** 5 Lieferungen (vollständig). Mit 49 lithogr. Tafeln und 80 Abbildungen im Text. 1895, 1896, 1897. Preis: 97 Mark.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier. II. 1. Teil.** 4 Lieferungen. Mit 32 lithogr. Tafeln und 236 Abbildungen im Text. 1897, 1898, 1899, 1901. Preis: 111 Mark.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier. II. 2. Teil.** 4 Lieferungen (vollständig) Mit 66 lithogr. Tafeln und 251 Abbildungen im Text. 1904, 1905, 1907, 1908. Preis: 126 Mark.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbeltiere.** 6 Lieferungen. Mit 35 lithographischen. Tafeln und 149 Abbildungen im Text. 1897, 1899, 1901, 1905, 1907, 1908. Preis: 131 Mark.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Tiere.** 6 Lieferungen. Mit 67 lithogr. Tafeln und 19 Abbildungen im Text. 1894, 1895, 1896, 1898, 1900, 1903. Preis: 148 Mark 40 Pf.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die Fauna Südwest-Australiens.

Ergebnisse der Hamburger südwest-australischen Forschungsreise 1905

herausgegeben von

Prof. W. Michaelsen und **Dr. R. Hartmeyer.**

Band I, Lieferung 1:	**Reisebericht** von **Prof. W. Michaelsen**, Hamburg und **Dr. R. Hartmeyer**, Berlin. 1907. Preis: 4 Mark.	
„ I, „ 2:	**Oligochaeta** von **Prof. W. Michaelsen**, Hamburg. Mit 2 lithographischen Tafeln, einer Kartenskizze und 34 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 5 Mark.	
„ I, „ 3:	**Copeognatha** von **Dr. Günther Enderlein**, Stettin. Mit 6 Abbildungen im Text.	Preis: 1,50 Mark.
„ I, „ 4:	**Ophiuroidea** par **Prof. R. Koehler**, Lyon. Avec 10 Figures dans le texte.	
„ I, „ 5:	**Panorpata und Planipennia** von **Dr. H. W. van der Weele**, Leiden. Mit 1 Abbildung im Text.	
„ I, „ 6:	**Apidae**, bearbeitet von **J. D. Alfken**. Bremen.	Preis: 2,50 Mark.
„ I, „ 7:	**Formicidae**, bearbeitet von **Prof. A. Forel**, Chigny.	
„ I, „ 8:	**Dysticidae, Hydrophilidae et Gyrinidae** von **M. Régimbart**, Evreux.	1908. Preis: 6,50 Mark.
„ I, „ 9:	**Braconidae und Ichneumonidae** von **Gy. Szépligeti**, Budapest. Mit Figur 1 und 2 auf Tafel III und 2 Abbildungen im Text.	
„ I, „ 10:	**Tenebrionidae** von **Hans Gebien**, Hamburg. Mit Figur 3—8 auf Tafel III und 4 Abbildungen im Text.	
„ I, „ 11:	**Alleculidae** von **H. Borchmann**, Hamburg. Mit Figur 9—14 auf Tafel III und 4 Abbildungen im Text.	
„ I, „ 12:	**Araneae**, 1re partie, von **Eugène Simon**, Paris. Mit 1 Kartenskizze und 14 Abbildungen im Text.	
„ I, „ 13:	**Fossores** von **W. A. Schulz**, Genf. Mit 3 Abbildungen im Text.	
Band II, Lieferung 1:	**Chrysomelidae und Coecinellidae** von **J. Weise**, Berlin.	1907/08. Preis: 12 Mark.
„ II, „ 2:	**Staphylinidae** von Dr. **Max Bernhauer**, Grünburg O.-Ö.	
„ II, „ 3:	**Trichoptera und Ephemeridae** von **Georg Ulmer**, Hamburg. Mit 44 Abbildungen im Text.	
„ II, „ 4:	**Thysanura** per **F. Silvestri**, Portici. Con Tab. I—X. Mit 10 Tafeln und 44 Abbildungen im Text.	
„ II, „ 5—8	befindet sich im Druck.	

Das Cerebellum der Säugetiere. Eine vergleichend anatomische Untersuchung von Prof. Dr. **Louis Bolk** in Amsterdam. Mit 3 Tafeln und 183 Textfiguren. 1906. Preis: 15 Mark.

Zoologische Ergebnisse einer Reise in Ost-Asien und auf den Sandwich-Inseln. Von Dr. **Walter Volz** in Bern. (Abdruck aus den „Zoologischen Jahrbüchern", herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel, Gießen, Systematik Bd. 21, 22, 23 u. 24, sowie Anatomie Bd. 22 u. 23.) 1906. Preis: 30 Mark.

Die Wirbeltiere Europas mit Berücksichtigung der Faunen von Vorderasien und Nordafrika. Analytisch bearbeitet von Prof. Dr. **Otto Schmiedeknecht**, Custos des F. Naturalienkabinets in Rudolstadt. 1906. Preis: 10 Mark.

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten Von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Instituts der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 6 Tafeln und 1 Karte. 1905. Preis: 60 Mark.

Ueber die Bastarde von Helix Hortensis Müller und Heliz Nemoralis L. Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre von **Arnold Lang**, o. Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität und am eidgenössischen Polytechnikum in Zürich. Mit 4 lithographischen Tafeln. 1908. Preis: 15 Mark.

Unsere Ahnenreihe (Progonotaxis Hominis). Kritische Studien über Phyletische Anthropologie. Von **Ernst Haeckel**, Professor an der Universität Jena. Festschrift zur 350jährigen Jubelfeier der Thüringer Universität Jena und der damit verbundenen Uebergabe des Phyletischen Museums am 30. Juli 1908. Mit 6 Tafeln. 1908. Preis: 7 Mark.

Histologisches Praktikum der Tiere. Für Studierende und Forscher von Dr. **Karl Camillo Schneider**, a. o. Professor der Zoologie an der Universität Wien. Mit 434 Abbildungen im Text. 1908. Preis: 15 Mark, gebunden 16 Mark.

Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere.

In Verbindung mit Prof. Dr. Dean-Columbia University, New York, U.S.A., Prof. Dr. B. Henneberg-Giessen, Dr. Kopsch-Berlin, Dr. Lubosch-Jena, Prof. Dr. P. Martin-Giessen, Prof. Dr. C. S. Minot-Boston, U.S.A. Prof. Dr. Mitsukuri-Tokio, Prof. Dr. Nicolas-Nancy, Dr. Peter-Breslau, Prof. Reichard-Ann Arbor, U.S.A., Prof. Dr. Semon-Prinz Ludwigshöhe bei München, Prof. Dr. Sobotta-Würzburg, Prof. Dr. Soulié-Toulouse, Prof. Dr. Tourneux-Toulouse, Dr. Wetzel-Breslau, Prof. Dr. Whitman-Chicago, U.S.A.,

herausgegeben von

Prof. Dr. F. Keibel,

Freiburg i. B.

———— I. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa domesticus).** 1897. Preis: 20 Mark.

———— II. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus).** Herausgegeben von Prof. Dr. **F. Keibel** und cand. med. **Karl Abraham.** Mit 3 lithogr. Tafeln. 1900. Preis: 20 Mark.

———— III. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ceratodus forsteri.** Herausgegeben von Prof. Dr. **Rich. Semon.** Mit 3 Tafeln und 17 Figuren im Text. 1901. Preis: 9 Mark.

———— IV. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis).** Herausgegeben von **Karl Peter** in Breslau (jetzt in Würzburg). Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. Preis: 25 Mark.

———— V. **Normal Plates of the development of the Rabbit (Lepus cuniculus L.).** By **Charles S. Minot** and **Ewing Taylor,** Harvard Medical School Boston, Mass. With 3 plates and 21 figures in the Text. 1905. Preis: 20 Mark.

———— VI. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus Capreolus).** Von Dr. **Tsunejiro Sakurai,** Fukuoka (Japan), z. Z. Freiburg i. Br. Mit einem Vorwort von Prof. Dr. **F. Keibel.** Mit 3 lithographischen Tafeln und 1 Figur im Text. 1906. Preis: 20 Mark.

———— VII. **Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki (Tarsius spectrum und des Plumplori (Nycticebus tardigradus).** Von **A. W. Hubrecht,** Utrecht, und **Franz Keibel,** Freiburg i. B. Mit einem Vorwort von **Franz Keibel.** Mit 4 Tafeln und 38 Textfiguren. 1907. Preis: 20 Mark.

———— VIII. **Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von **Franz Keibel,** Freiburg i. Br., und **Curt Elze,** Halle a. S. Mit Beiträgen von Prof. **Broman**-Lund, Prof. **Hammar**-Upsala und Prof. **Tandler**-Wien. Mit 6 Tafeln und 44 Figuren im Text. 1908. Preis: 36 Mark.

Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

Herausgegeben von

Dr. Oskar Hertwig,

o. ö. Prof. Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin.

Mit 3236 Abbildungen im Text.

Preis des ganzen Werkes (6 Bände): 135 Mark, geb. 150 Mark.

Inhalt:

Bd I. Teil 1, I. Hälfte: O. Hertwig, Einleitung und allgemeine Literaturübersicht. Waldeyer, Geschlechtszellen. R. Hertwig, Eireife, Befruchtung und Furchungspro ß. O. Hertwig, Lehre von den Keimblättern. O. Hertwig, Mißbildungen und Mehrfachbildungen. Mit 244 Abb gen. Preis: 32 Mark, geb. 34,50 Mark.

Bd. I. Teil 1, II. Hälfte und Teil 2: Rückert ollier, Entstehung der Gefäße und des Blutes. Keibel, Aeußere Körperform. Schauinsland, Eihäute der R und Vögel. Strahl, Embryonalzellen der Säuger und die Placenta. Mit 886 Abbildungen. Preis: 21 Mar 0 Mark.

Bd. II. Teil 1 und 2: Göppert, Mund, mit Drüsen und Zunge, Schwimmblase, Lunge und Kehlkopf. Maurer, Darmsystem. W. Krause, Ha Nebenorgane. Burkhardt, Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle. Peter, Geruchsorga nsches Organ. Peter, Aeußere Nase und Gaumen. R. Krause, Gehörorgan. Froriep, Auge. Mit 50 Preis: 23,50 Mark, geb. 26 Mark.

Bd. II. Teil 3: v. Kupffer, Morphogen ervensystems der Säugetiere. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems. nglien und des Nervus sympathicus. Mit 568 Abbildungen. Preis: 20 Mark, geb. 22,50 Mark.

Bd. III. Tei 1: Maurer, Muskelsyste rische Organe. Felix und Bühler, Harn- und Geschlechtsorgane. Poll, Nebennierensysteme. Mit 509 A Preis: 28,50 Mark, geb. 31 Mark.

Bd. III. Teil 2 und 3. Flemming, H r Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe. Hochstetter Blutgefäßsystem. Braus, Extremitäten und Ext ett. Schauinsland, Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Gaupp, Kopfskelett. Barfurth, Rege Wirbeltierembryonen. Keibel, Entwicklungsgrad der Organe in den verschiedenen Stadien der embryon klung. O. Hertwig, Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Sy d Deszendenztheorie. Mit 522 Abbildungen. Preis: 34 Mark, geb. 36,50 Mark.

Frommann'sc mann Pohle) in Jena.